Mit besten Grüße d. Verf.

Einge. 17/1 -02.

Sonderabdruck aus

MATHEMATISCHE
UND
NATURWISSENSCHAFTLICHE BERICHTE AUS UNGARN.

MIT UNTERSTÜTZUNG DER UNGARISCHEN AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN UND DER KÖNIGLICH UNGARISCHEN NATURWISSENSCHAFTLICHEN GESELLSCHAFT

HERAUSGEGEBEN VON

ROLAND BARON EÖTVÖS, JULIUS KÖNIG, KARL VON THAN.

REDIGIERT VON

AUGUST HELLER.

SIEBZEHNTER BAND.

1899.



LEIPZIG,
DRUCK UND VERLAG VON B. G. TEUBNER.
1901.

[IN WIEN BEI CARL GRAESER & Co.]

Sonderabdruck aus dem XVII. Bande der
Mathematischen und Naturwissenschaftlichen Berichte aus Ungarn.

DAS DIAPHRAGMA IN DEM MARKE DER DICOTYLEN HOLZGEWÄCHSE.

Von Dr. ALEX. MAGÓCSY-DIETZ,
corr. Mitgl. d. ungar. Akademie d. Wissenschaften.

Vorgetragen in der Sitzung der Akademie am 19. April 1898.

Aus „Math. és Természettud. Értesitő" (Math. u. Naturwiss. Anzeiger)
Band XVII. pag. 1—43.

Einen wesentlichen Theil der botanischen Forschungen bilden diejenigen physiologisch-anatomischen Forschungen, welche den Zusammenhang zwischen der anatomischen Construction der Pflanzen und zwischen deren Lebensthätigkeit erforschen. Es ist unleugbar und der Erfolg bisheriger zahlreicher Forschungen beweist es, dass zwischen den physiologischen und anatomischen Eigenschaften ein enger Zusammenhang besteht.* Zum Nachweis dieses Zusammenhanges ist einestheils die experimentale Physiologie, andererseits die vergleichende Anatomie berufen; in vielen Fällen gelingt es nur mit Hülfe des beiderseitigen Beweises, den erwähnten Zusammenhang nachzuweisen.

Auf diese Grundsätze gestützt habe ich versucht, die eigenthümliche Eigenschaft einiger dicotyler Holzgewächse aufzuklären. Bei einigen dicotylen Holzgewächsen nämlich, z. B. bei Vitis ist das Mark scheinbar nicht continuierlich, wie es bei den Dicotyledonen allgemein bekannt ist, sondern es ist durch entsprechende

* M. Westermayer u. H. Ambronn: Beziehungen zwischen Lebensweise und Structur der Schling- und Kletterpflanzen. Flora 64. Jahrg. 1881. pag. 417.

stärkere Gewebeschichten, durch sogenannte Diaphragmen unterbrochen (Fig. 1—11), bei einigen ist diese Unterbrechung des Markgewebes ganz unabhängig von der Knotenstelle (Fig. 12).

Die Eigenthümlichkeit dieser Construction des Markes erwähnen schon Duhamel du Monceau* und Dupetit-Thouars**, ohne sich jedoch mit dessen genauer anatomischen Construction und mit dessen Verbreitung in der Reihe der Pflanzen befasst zu haben.

Arthur Gries***, dessen Beobachtungen sich gleichfalls hierauf erstrecken und sogar die physiologische Rolle des Markes umfassen, behandelt kurz auch die physiologische Function dieser Construction des Markes. A. Prunet† befasst sich im Allgemeinen vorzüglich aus letzterem Gesichtspunkte mit dem Marke in den Knoten und dessen eigenthümlicher Construction.

Dass diese eigenthümliche Construction des Markes in erster Reihe den Pflanzen als Reserve-Nahrungsbehälter dient, ist in Kürze das Resultat der Untersuchungen jenes Forschers.

Die Richtigkeit des Resultates jener ausgezeichneten Forscher bereitwilligst anerkennend, konnte ich mich damit doch nicht gänzlich zufrieden geben, einfach deshalb, weil die Bildung dieser Markconstruction und das Vorkommen derselben auf den ersten Blick schon darauf hindeutet, dass sie nebst Anhäufung von Reserve-Nahrungsstoffen auch noch zu einer andern physiologischen Funktion im Pflanzenleben berufen sei.

I. Die äusseren Verhältnisse der Diaphragmen.

Das Mark der dicotylen Holzgewächse bildet entsprechend der Gewebe-Differenzierung der dicotylen Pflanzen einen centralen

* Physiques des arbres I pars p. 34. 1758.

** Histoire d'un morceau de bois. 1815.

*** Memoire sur la moelle des plantes ligneuses. Nouv. archives du Museum d'histoire naturelle de Paris. T. VI 1870, pag. 201—294 und im Auszuge der Annales des sciences naturelles. Ser. V. T. XIV. Paris 1872, pag. 34—79.

† Recherches sur les noeuds et les entre-noeuds de la tige des dicotyledons. Ann. d. sc. nat. Ser. VII. T. XIII. pag. 302. Im Auszuge in Comptes rendus hebd. des séances de l'Acad. des sciences. T. CX jan. — juin 1890.

Cylinder, welcher sich durch die ganze Länge des Pflanzenstengels erstreckt. Bei den meisten Pflanzen scheint das Mark ganz gleichartig zu sein, denn es besteht ja das Mark der meisten Pflanzen mit wenig Ausnahme aus so ziemlich gleichförmigen polyedrisch geformten Parenchym-Zellen, welche sich in der Länge des Stengels grösstentheils in Reihen placieren, dünnwandig oder nur wenig verdicktwandig sind, hier und dort gewöhnlich sehr geräumige rundlich-eiförmige Tüpfel aufweisen und zum Theile von kleinen Intercellular-Gängen von einander geschieden sind. Die Markzellen enthalten in ihrer Jugend ausser Cytoplasma reichlich Wasser mit darin aufgelösten Kohlehydraten, ja sogar noch andere nicht wesentliche Bestandtheile, in der Ruheperiode der Vegetation aber eine grosse Menge Stärkemehl. Es sind zahlreiche dicotyle Pflanzen, bei denen das Mark in seiner ganzen Ausdehnung seine Lebensfähigkeit behält, in diesem Falle werden seine Zellen oft dickwandig, aber sie behalten ihre ursprüngliche Gestalt und sämmtliche lebende Zellen enthalten den Winter über, d. h. in der Ruhe-Zeitperiode der Pflanzen, Reserve-Nahrungsstoff und wenig Wasser, in der Vegetationszeit aber reichlicher oder nur ausschliesslich Wasser*, z. B. Quercus, Betula, bei Fraxinus sogar noch das 20jährige Mark.**

Wieder bei andern verliert das Mark schon gegen das Ende des ersten Jahres seine Lebensfähigkeit, der Inhalt seiner Zellen verschwindet und die Markzellen enthalten nur Luft, sind höchstens noch zur Transportierung des Wassers auf mechanische Art geeignet und halten das statische Gleichgewicht in den verschiedenen Theilen des Stengels aufrecht.*** Im Uebrigen aber haben sie dann ihre physiologische Rolle beendigt, ihr Gewebe ist abgestorben.

So ist es in den Fällen, wo das Mark aus ganz homogenen Zellen besteht. Ja, es geschieht in solchen Pflanzen, dass zufolge Dehnung der Stengelglieder ein grosser Theil der Markzellen, welche ihr Theilungsvermögen verloren haben, nach und nach

* Prunet: Ann. d. sc. nat. Ser. VII. T. XIII. pag. 330—331.

** Gries: Ann. d. sc. nat. Ser. V. T. XIV. pag. 31.

*** D'Arbaumont: La tige des Ampelidées. Ann. d. sc. nat. S. VI. T. XI. pag. 206.

zerreisst und das Mark selbst als zerrissen erscheint, z. B. Juglans, Paulownia (Fig. 11), oder es geht gänzlich verloren, und es entsteht an Stelle des Markes in dem Stengel eine leere Röhre, z. B. Lonicera. So verhält es sich vorzüglich mit den Marktheilen in den Internodien der Stengel.

Eine hievon etwas abweichende anatomische Construction besitzt im Allgemeinen jener Marktheil des Stengels, welcher in den Knoten auftritt. Schon GRIES* hat das nodale und internodale Mark unterschieden.

In dem Marke sehr vieler Pflanzen, sowohl in dem der Knoten als auch in dem der Internodien, kommen auch andere von den gewöhnlichen Parenchymzellen abweichende Zellen vor (heterogenes Mark); unter diesen sind solche, welche Krystalle führen, ferner solche, die Stärke oder Gerbsäure enthalten, aber auch solche finden sich in grosser Anzahl, die vorzüglich durch Verdickung ihrer Zellenwände auffallen; diese letzteren sind ganz sklereidartig. Sie entstehen in dem Marke einzelner Pflanzen nur einzeln in kaum bemerkbarer Menge, in anderen Fällen kommen sie schon in grösserer Menge vor und bilden ganze Zellennester**, endlich können sie auch in einer solch' grossen Menge auftreten, dass sie eine in die Quere des Markes stehende, bald kleinere, bald grössere Scheidewand bilden und auf diese Weise gleichsam die Continuität des gleichartig construierten Markes unterbrechen. Solche aus abweichend gebildeten Zellen bestehende Gewebe, Platten, Markscheidewände können sowohl in dem internodalen, wie in dem nodalen Marke vorkommen; so finden wir internodale Diaphragmen in dem Marke des Liriodendron (Fig. 12). Im grössten Maasse erreichen sie aber ihre Entwickelung in den Knoten, wo sie dann mehr oder weniger dicke Diaphragmen bilden. Meine jetzige Abhandlung umfasst nur die Resultate jener meiner Forschungen, welche sich auf die gut entwickelten, dem freien Auge sichtbaren nodalen Diaphragmen beziehen.

In den Knoten befindliche Diaphragmen hat GRIES*** in

* l. c. p. 43.

** Dr. J. WIESNER: Elemente d. Anat. u. Physiologie II. Aufl. Wien 1885. pag. 144.

*** l. c. p. 53.

folgenden Pflanzen constatiert: Ficus Carica, Ulmus campestris, Vitis vinifera, Clematis Flammula, Lonicera Xylosteum, L. fragrantissima, Abelia rupestris, Berberis macrophylla, Malus communis; zusammen in 9 Pflanzen. Unter diesen konnte ich aber das auch mit freiem Auge sichtbare Diaphragma bei Ulmus campestris, Berberis macrophylla, Malus communis in den mir zu Gebote stehenden Pflanzen nicht finden. Dagegen habe ich unter mehreren hundert von mir untersuchten dicotylen Holzgewächsen in den nachstehend Aufgezählten deutlich sichtbare und gut entwickelte Knotendiaphragmen gefunden:

1. Abelia rupestris LINDL.
2. Broussonetia papyrifera VENT.
3. Clematis Flammula L.
4. „ tubulosa TURCZ.
5. „ Vitalba L.
6. Coronilla emeroides BOIS. et SPREN.
7. Deutzia crenata S. et Z.
8. „ gracilis S. et Z.
9. „ scabra THUNB.
10. Ficus Carica L.
11. „ ulmifolia LAM.
12. Forsythia Fortunei LINDL.
13. „ suspensa VAHL.
14. „ viridissima LINDL.
15. Leycesteria formosa WALL.
16. Lonicera Alberti REG.
17. „ alpigena L.
18. „ bella ZABEL.
19. „ brachypoda Dl.
20. „ Caprifolium L.
21. „ chrysantha TURCZ.
22. „ fragrantissima CARR.
23. „ gibbosa W.
24. „ hispida PALL.
25. „ iberica M. B.
26. „ Ledebouri ESCHSCH.
27. „ Kamschatica HORT.

28. Lonicera japonica THUNBG.
29. „ occidentalis HOOK.
30. „ orientalis LAM.
31. „ Periclymenum L.
32. „ pyrenaica L.
33. „ Ruprechtiana REG.
34. „ tatarica L.
35. „ Xylosteum L.
36. Paulownia tomentosa K. KOCH.
37. Philadelphus pubescens LOIS.*
38. Symphoricarpus orbiculatus MÖNCH.
39. „ racemosus MICHX.
40. „ vulgaris L.
41. Vitis Berlandieri PLANCH.
42. „ cinerea ENGELM.
43. „ cordifolia MICHX.
44. „ ficifolia BUNGE.
45. „ Labrusca L.
46. „ riparia MICHX.
47. „ rupestris SCHEELE.
48. „ Solonis ENGELM.
49. „ vinifera L.

zusammen in 49 Arten. Ich bemerke jedoch, dass ich nur jenen meine Aufmerksamkeit gewidmet habe, von welchen ich lebendes Material untersuchen konnte, das Knotendiaphragma kommt aber noch bei viel mehr Pflanzen vor, denn DIPPEL** und KOEHNE***

---

* Es ist auffallend, dass sich in dem Budapester botanischen Garten an den zahlreichen Philadelphus-Arten kein Diaphragma entwickelt hat, eine Ausnahme macht nur pubescens, welcher unter dem Namen Deutzia sanguinea HORT. den Gärtnern bekannt ist.

** Dr. L. DIPPEL: Handbuch der Laubholzkunde II. Theil. Berlin 1892. p. 544.

*** Dr. E. KOEHNE: Deutsche Dendrologie, Stuttgart 1893, p. 401.

Diese zwei Werke reihen noch folgende Arten zu denjenigen, welche Diaphragmen haben: Vitis candicans ENGELM., V. aestivalis MICHX., V. Thunbergi S. et Z., V. californica BEUTT., V. amurensis RUPR., V. palmata VAHL., V. Pagnucci ROM., V. Coignetiae PALL., V. rubra MICHX.

z. B. haben an dem grössten Theil der Vitis-Arten das Diaphragma constatiert.*

In dem Stengel sämmtlicher vorgenannter Arten stirbt das Mark sehr zeitig ab, das Skelett der Markzellen bleibt jedoch lange zurück, wie z. B. in Vitis, Ficus, Broussonetia, dagegen werden in andern Arten die Markzellen — indem sie absterben — zerrissen, sie schrumpfen zusammen und an ihrer Stelle bleibt die leere Röhre, wie z. B. in dem Stengel der Forsythia und der meisten Lonicera-Arten, zwischen welchen sich jedoch auch solche vorfinden, in welchen der vom Marke zurückgebliebene, aus Zellenskeletten bestehende Theil an den Wänden der Röhre als Auskleidung zurückbleibt, z. B. Lonicera tatarica.** In den meisten erstrecken sich die leeren Röhren bis unmittelbar an das Diaphragma.

Die Diaphragmen jedoch zeigen, auch wenn sie bezüglich der Stelle des Vorkommens übereinstimmen, eine grosse Mannichfaltigkeit in Bezug auf Grösse und Gestalt ihrer Entwickelung.

Das Diaphragma bei Vitis vinifera gestaltet sich in solcher Weise, dass es an dem in transversaler Ebene halbierten Sprosse mehr oder weniger gleich ist, oben concav, unten aber eben, ferner seine untere Oberfläche grösser ist als die obere (Fig. 2). Eine andere Gestalt zeigt es jedoch an dem Längenschnitte in medianer Ebene. Besonders an diesem Schnitte ist das Diaphragma der verschiedenen Knoten so ziemlich abweichend (Fig. 1). So ist es an einem Knoten, wo nur ein Blatt stand, an der Blattseite um vieles dicker, als an der anderen Seite; dagegen ist es bei den

---

* Dr. H. Solereder behauptet in seinem Werke „Systematische Anatomie der Dicotyledonen (Stuttgart 1898)" p. 43 von den zu den Anonacäen gehörigen Gattungen Anona, Artabotrys und Xylopia nach Baillon, dass ihr Mark von Steinzellen-Diaphragmen gefächert ist, ähnliches erwähnt er auf Grund eigener Untersuchungen von Unona, Uvaria, Miliusia und Mitrephora und theilt auch den Längenschnitt des Markes von Uvaria scabrida Oliv. mit (p. 40). Das Diaphragma dieser Pflanzen ist demjenigen des Liriodendron ähnlich. Dessgleichen erwähnt er internodale Diaphragmen in dem Marke der Arten bei Cleyera, Eurya, Freziera, Ternstroemia und Visnea (p. 153).

** Dr. A. de Bary: Vergl. Anatomie d. Vegetationsorgane d. Phanerogamen und Farne. Leipzig 1877. p. 419.

Rankenknoten an beiden Seiten beinahe gleich, höchstens an der Rankenseite ein wenig dicker (Fig. 1). Auch an diesem Schnitte

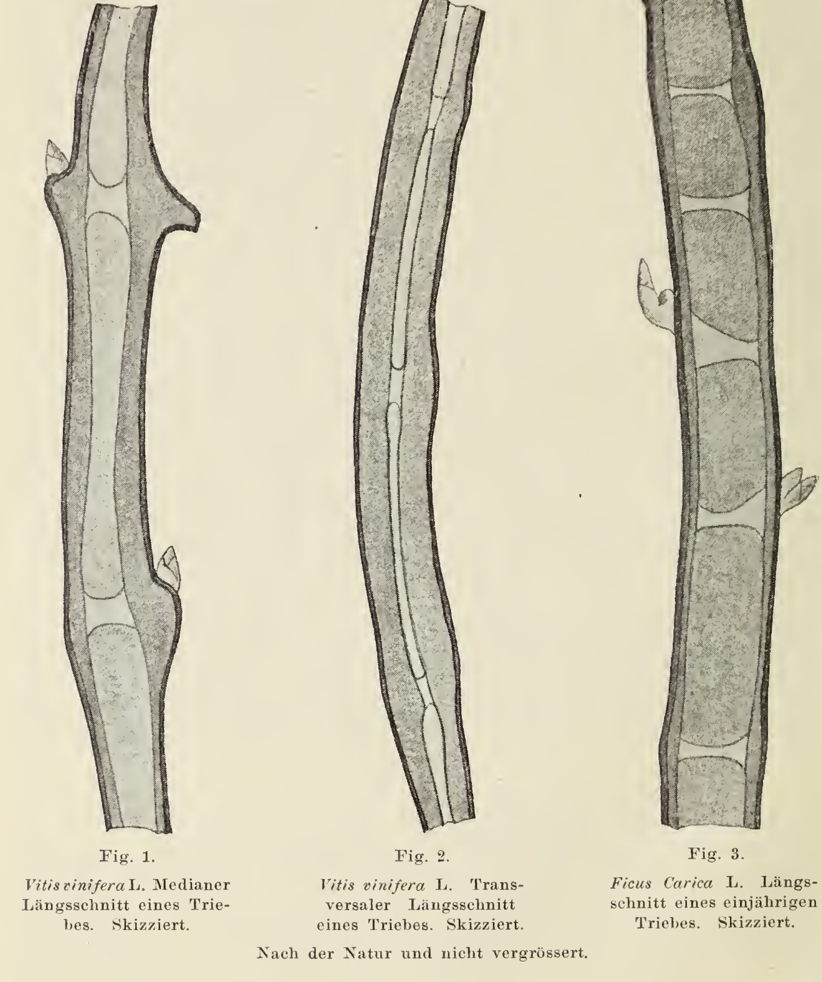


Fig. 1. *Vitis vinifera* L. Medianer Längsschnitt eines Triebes. Skizziert.

Fig. 2. *Vitis vinifera* L. Transversaler Längsschnitt eines Triebes. Skizziert.

Fig. 3. *Ficus Carica* L. Längsschnitt eines einjährigen Triebes. Skizziert.

Nach der Natur und nicht vergrössert.

ist die obere Fläche concav, die untere mehr oder weniger eben und immer breiter als die obere.

Eine ähnliche Erscheinung zeigt das Diaphragma bei Ficus carica (Fig. 3); wenn wir nämlich unmittelbar an der Blatt-Inser-

tionsebene das Diaphragma median durchschneiden, so finden wir in der Nähe des Blattes seinen breitesten Theil, dagegen an der dem Blatte entgegengesetzten Seite den schmalsten; wenn wir es aber quer auf die eben erwähnte Ebene schneiden, dann erscheint es beinahe ganz gleich und die beiden Oberflächen sind ziemlich gleich concav, dagegen ist in der Medianschnitt-Ebene die untere Oberfläche mehr eben, die obere hingegen schief concav.

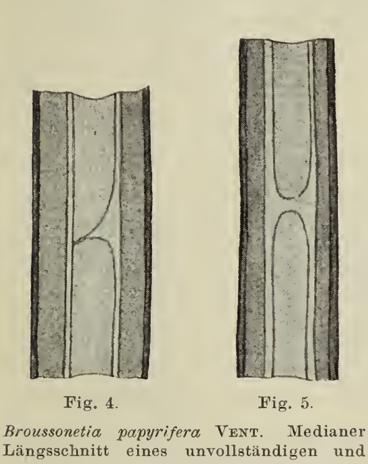


Fig. 4. Fig. 5.

Broussonetia papyrifera Vent. Medianer Längsschnitt eines unvollständigen und vollständigen Diaphragmas. Skizziert.

Fig. 6. Fig. 7.

Coronilla emeroides Bois. et Spren. Medianer Längsschnitt eines gleichen und ungleichen Diaphragmas. Skizziert.

Nach der Natur und nicht vergrössert.

Dieselbe Erscheinung wiederholt sich in jenen Knoten, an welchen sich nur ein Blatt befindet, z. B. bei Coronilla emeroides (Fig. 7), ja es kommt sogar auch jener Fall vor, dass das Diaphragma den Markcylinder nicht ganz durchgreift, z. B. in manchen einblättrigen Knoten der Broussonetia (Fig. 4). An dem Diaphragma dieser zwei Arten kann man es noch besser sehen, dass es sich an der gegen das Blatt fallenden Seite bedeutend dicker entwickelt, als an den vorgenannten, bisweilen bis zur 2—5fachen Dicke. In diesen Fällen sind ganz natürlich die die Gestalt des Diaphragma begrenzenden Flächen sehr schwankend und zwar hängt dies von der Art ab, wie sich die Dicke des Diaphragma an den zwei entgegengesetzten Seiten entwickelt.

Charakteristisch ist jedoch für das Diaphragma dieser Arten, dass sie sich nicht in allen Fällen derartig entwickeln. In den

Knoten bei Coronilla emeroides ist häufiger die erwähnte Gestalt, aber man findet oft genug auch ein solches, dessen Gestalt auch in der Blattinsertions-Medianebene völlig gleiche Seiten zeigt und nicht schief ist (Fig. 6). Dagegen ist in den Knoten der .Broussonetia seltener das unvollendete Diaphragma (Fig. 4), als das nach allen Seiten gänzlich entwickelte (Fig. 5), welches man vorzüglich in jenen Knoten findet, wo die abwechselnde oder zweireihige Blattstellung in die decussierte Blattstellung übergeht.

Ein solches nach allen Seiten sich gleichmässig ausdehnendes Diaphragma treffen wir an in den Knoten der Forsythia suspensa und Lonicera tatarica, aus deren Stengelgliedern jedoch das Mark stufenweise verschwindet und an seiner Stelle eine leere Röhre zurückbleibt. Bei diesen zweien ist aber trotz dieser Uebereinstimmung doch auch in der Gestalt des Diaphragma eine Verschiedenheit. Das Diaphragma der Forsythia schliesst sich nämlich ziemlich schnell und scharf von dem Marke und später von der dessen Stelle einnehmenden Röhre ab und deshalb sind seine Begrenzungsflächen, d. h. seine obern und untern Flächen in sehr vielen Fällen so ziemlich ganz eben und bilden beinahe einen rechten Winkel mit dem das Mark umgebenden Theil. Dagegen sind bei Lonicera tatarica und bei den meisten Loniceren die begrenzenden Flächen des Diaphragma concav (Fig. 10) und schliessen sich stufenweise verlaufend an die Wände der leeren Röhre an, ferner sind sie von den dünnen Schichten des abgestorbenen Markes bedeckt. Die Gestalt betreffend steht zwischen jenen beiden und gleicht einigermassen dem der Weinrebe das Diaphragma bei Clematis Flammula, welches oben ganz concav, unten aber ganz eben ist, sich scharf vom Marke abscheidet, oben dagegen stufenweise verläuft (Fig. 13, 20). Die Diaphragmagestalt der Deutzia-Arten nähert sich derjenigen von Forsythia und Lonicera tatarica, denn seine Concavität ist oft so gering, dass es beinahe so geformt ist, wie das der Forsythia, hingegen steht seine gewöhnliche Gestalt näher derjenigen von Lonicera, nur dass es mit viel geringeren Marküberbleibseln bedeckt ist. Die in dem früher mitgetheilten Verzeichnisse der als Diaphragma-Pflanzen aufgezählten Arten haben mehr oder weniger solche Diaphragmen, welche diesen umschriebenen Diaphragma-Typen entsprechen.

So wie sich jedoch bei Coronilla emeroides auch sehr schiefe, bei Broussonetia aber unvollendete Diaphragmen entwickeln, so kann auch bei Forsythia, Paulownia und Philadelphus (Fig. 8) das Diaphragma eine mehr oder weniger unvollkommene Entwickelung zeigen, insofern es sich an der Peripherie der Markröhre als angeschwollener mehr oder weniger dicker Ringwulst entwickelt, der in der Mitte nicht zusammenschliesst und so das an der beiderseitigen Grenze des Diaphragma befindliche Mark der Stengelglieder, beziehungsweise die an Stelle des Markes entstehende

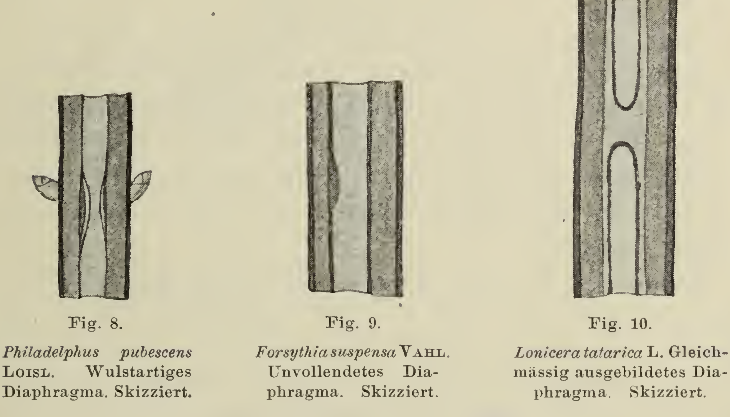


Fig. 8. *Philadelphus pubescens* Loisl. Wulstartiges Diaphragma. Skizziert.

Fig. 9. *Forsythia suspensa* Vahl. Unvollendetes Diaphragma. Skizziert.

Fig. 10. *Lonicera tatarica* L. Gleichmässig ausgebildetes Diaphragma. Skizziert.

Nach der Natur und nicht vergrössert.

Röhre nicht von einander abschliesst. In manchen Fällen entwickelt es sich in solcher Art in einzelnen Knoten bei Forsythia (Fig. 9) und zwar schwellen die Wülste entweder in solchem Maasse an, dass sie fast an einander reichen, oder aber so, dass sie weit von einander bleiben, im ersten Falle lassen sie einen engeren, im letztern Falle einen grössern leeren Raum in der Mitte. Der leere Raum fällt jedoch in den meisten Fällen nicht in die Mitte, sondern etwas seitwärts, insofern als der Ringwulst gewöhnlich an der einen Seite mehr anschwillt, als an der andern (Fig. 9).

Während diese Erscheinung bei Forsythia seltener ist, ist sie bei Paulownia häufiger und das vollständige Diaphragma ist das seltenere (Fig. 11), in welcher Gestaltung es uns an das von

Lonicera erinnert, so dass bei Paulownia das sonst auch partieweise zerrissene Mark von dem vollständig entwickelten Diaphragma abgetheilt wird (Fig. 11), hingegen, wenn es sich nicht gänzlich entwickelt, so wird der durch das stufenweise Verschwinden des Markes entstandene Kanal endlich continuierlich und an Stelle des Diaphragma ist oft nur eine kleine, manchmal nur an einer Seite entwickelte wulstartige Anschwellung zu bemerken.

Bei Philadelphus endlich findet man kaum oder überhaupt gar keine vollständig entwickelte Diaphragmen. In den Knoten jedoch ist das lockere Mark immer enger, als in den Internodien (Fig. 8).

Von den normal entwickelten Diaphragmen bei Vitis und Ficus angefangen bis zu dem bei Philadelphus gibt es eine ganze Reihe von in stufenweiser Abnahme ausgebildeten Diaphragmen, und bei noch manchen anderen Pflanzen ist nur mehr eine Spur des Diaphragmas in den Knoten in Form von zufällig entwickelten und nestartig angehäuften härteren und dickwandigeren Zellgruppen vorhanden.

Diesen Typen entsprechend ist das Diaphragma ziemlich beständig, obgleich sich auch in dieser Hinsicht die Arten einigermaassen verschieden verhalten. So behält z. B. das Diaphragma von Vitis, Ficus, Lonicera und Clematis beständig seine Gestalt, dagegen wechselt diese schon mehr bei Broussonetia, Coronilla und noch mehr verändert sie sich bei Forsythia, und bei Paulownia findet man sogar nur selten gleichförmig entwickelte Diaphragmen. Diese Veränderungen sind aber bei den genannten Gattungen nicht nur an verschiedenen Individuen einer Art, sondern auch an ein und demselben Individuum einer und derselben Art zu constatieren.

Noch grösser sind die Veränderungen betreffs der Breite — und Dicke — des Diaphragmas. Der Breite-Durchmesser hängt mehr oder weniger von dem Umfange des Markes ab, denn in jedem Fall ist der Diameter des Diaphragma im geringen Maasse grösser als der des internodalen Markes.

So hat es z. B. bei Ficus carica an einem aus 5jährigen Trieben bestehenden Aste nachstehende Breite-Dimensionen gezeigt:

1jährig 2—3 mm.
2jährig 3—5 mm.
3jährig 5—7 mm.
4jährig 6—7 mm.
5jährig 6—7 mm.

Dagegen bei Vitis vinifera

1jährig 2—3 mm.
2jährig 2—4 mm.
3jährig 3—5 mm.
4jährig 4—6 mm.
5jährig 5—6 mm.

Ich bemerke, dass diese durchschnittlichen Dimensionen aus 52 Diaphragma-Messungen an ein und demselben Aste bei Ficus carica und aus 44 bei Vitis vinifera entstammen.

Aus diesen Dimensionen können wir folgern, dass das Diaphragma vom Jahre seiner Entstehung durch eine Reihe von gewissen Jahren in seinen Breite-Dimensionen zunimmt, um dann nach Erreichung des Maximums seiner Breite dieses bis zum hohen Alter der Pflanze zu behalten. Diese Erscheinung stimmt sonst mit dem überein, was Prunet* im Allgemeinen über das Mark in den Knoten der dicotylen Pflanzen sagt, dass es nämlich umfangreicher ist, als das Mark in den Stengelgliedern und dass es diese Umfangsgrösse erst nach einer gewissen Zeit erreicht.

Eine noch grössere Mannigfaltigkeit zeigt das Diaphragma in dem Diameter seiner Dicke und zwar sowohl an den verschiedenen Arten, wie an den verschiedenen Individuen ein und derselben Art, obzwar wieder das Diaphragma eines Individuums und sämmtlicher Individuen einer Art in den Grenzen gewisser Dimensionen bleibt.

Unter den Arten haben Clematis Flammula und Broussonetia papyrifera das dünnste Diaphragma, denn bei ersterer erreicht es durchschnittlich kaum eine Dicke von 0·5 mm, an der letztern

* Sur la structure comparée des noeuds et des entre-noeuds dans la tige des dicotyledons. Comptes rendus T. CX jan.—juin 1890, p. 594. — Recherches sur les noeuds et les entre-noeuds de la tige des dicotyledons. Ann. d. sc. nat. Ser. VII. T. XIII. pag. 329.

aber schwankt diese zwischen 0·5 bis 1 mm und erreicht also, oder kaum, die Dicke der Schichten der Markscheide, während doch die meisten Diaphragmen um vieles dicker sind, als die Schichten der Markscheide. Diesen gegenüber stehen dann die dicksten, wie solche bei Coronilla emeroides, Paulownia, Forsythia und Lonicera sich vorfinden, wo sie manchmal die Dicke von 8—15 mm erreichen.

Bei der Bestimmung dieser durchschnittlichen Dimensionen muss man jedoch vorsichtig sein und man darf jenes Diaphragma nicht in Berücksichtigung ziehen, welches die jährigen Triebe eines Zweiges von einander trennt, das sog. „Spross-Zwischenmark“ (moelle interrameale Gries*), welches oft bedeutend dicker ist und mehr oder weniger einer andern Beurtheilung unterliegt.

Die Dicke kann auch innerhalb einer und derselben Art Schwankungen zeigen. Die Dickendimension der vorerwähnten 44 untersuchten Diaphragmen bei Vitis und der 52 bei Ficus carica schwankten durchschnittlich zwischen 1—3 mm. Sehr natürlich war für die Messungen die Mitte des Diaphragma maassgebend, welche mehr oder weniger den Mittelwerth zwischen den beiden Randmessungen giebt.

An den Individuen von Ficus carica von verschiedenen Standorten bleibt die Dicke des Diaphragma so ziemlich gleich. Dagegen ist es an den verschiedenen Individuen von Vitis vinifera sehr veränderlich. Es gibt nämlich Arten, welche dünnere Diaphragmen haben, als das durchschnittliche Maass ist, wie: Vitis riparia, rupestris, Solonis, und daneben solche, an welchen das Diaphragma dicker ist, wie: Vitis Labrusca, Vitis cinerea. Auch nach den Abarten wechselt bei Vitis die Dicke des Diaphragma, wie dies an den Trieben bei Vitis vinifera mit dünnern und dickern Diaphragmen hervortritt. Uebrigens verändert sich die Dicke des Diaphragma an den Trieben bei Vitis auch noch darnach, ob diese in rankentragenden oder rankenlosen Knoten stehen. Besonders in den rankentragenden Knoten ist es immer etwas dicker als in den rankenlosen. Ja, wenn wir die aus verschiedenen

* Nouvelles archives. T. VI. pag. 230—231. — Ann. d. sc. nat. Ser. V. T. XIV. pag. 43.

Jahren stammenden Diaphragmen eines und desselben Individuums mit Aufmerksamkeit untersuchen, so finden wir auch Schwankungen. Dies ist jedoch nur exceptionell. Die grosse Schwankung in der Dicke des Diaphragma bei Arten, Spielarten und Individuen von Vitis bin ich geneigt, einestheils der Cultur, anderntheils der sehr verbreiteten Kreuzung zuzuschreiben. Wir sind ja heute auch mit den wilden und verwildeten Vitis-Arten so daran, dass wir auf eine ganz reine Art oder Varietät kaum treffen können. Durch die Kreuzung aber werden bekanntlich nicht nur die äussern, sondern auch die innern Eigenschaften einer Veränderung unterworfen.



Fig. 11.

Paulownia imperialis S. et Z. Diaphragma und gefächertes Mark. Skizziert.

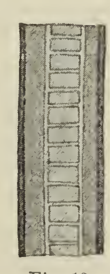


Fig. 12.

Liriodendron tulipifera L. Mark mit internodalen Diaphragmen. Skizziert.



Fig. 13.

Clematis Flammula L. Diaphragma. Skizziert.

Nach der Natur und wenig vergrössert.

Viele sind geneigt, die Veränderung der Diaphragmen dem Klima und auch der Cultur zuzuschreiben. Dies ist zwar nicht unmöglich, kann aber nur durch genaue Beobachtung und insbesondere durch Versuche nachgewiesen werden.

In den Kreis dieser Veränderungen reihe ich nicht ein jene an dem Diaphragma sich zeigende Erscheinung, dass es sich in manchen Trieben an den untersten Knoten, ferner an den unter der Erde entwickelten Knoten nicht ausbildet, wie dies auch schon Pruneт* constatiert hat.

Diese Erscheinung hat jedoch schon eine andere physiologische und zwar eine mehr auf die Ernährung bezügliche Ursache

* Ann. d. sc. nat. Ser. VII. T. XIII. pag. 333.

und eben deshalb kann das Diaphragma dieser erwähnten Knoten ebenso wenig in den Bereich der Behandlung der Knotendiaphragmen gezogen werden, wie das Spross-Zwischenmark.

Es hängt mit dieser eben erwähnten physiologischen Erscheinung auch das zusammen, an welchem Theile des einjährigen Triebes sich unter allen Diaphragmen die stärksten entwickeln. Das stärkste Diaphragma nenne ich nämlich dasjenige, bei dem Breite- und Dicke-Durchmesser verhältnissmässig die grössten sind und das die kleinsten Dimensionen zeigende nenne ich das schwächste. In dieser Beziehung zeigen Ficus carica und Vitis vinifera ein übereinstimmendes Verhalten, insofern als die stärksten Diaphragmen immer auf der Mitte des Triebes, dagegen die schwächsten in den unteren und oberen Knoten ihren Platz haben.

Wichtig ist auch noch die Stellung des Diaphragma in den Knoten zu dem am Knoten sitzenden Blatte, beziehungsweise zur Knospe. Das Diaphragma tritt nämlich in den meisten Fällen so auf, dass dessen Fläche mehr der Knospe als dem Blatte zur Grundlage dient (Fig. 1, 2, 7, 8, 13) und beginnt also entweder unmittelbar unter der Transversalebene der Blattinsertion, oder mit der Ebene in gleicher Richtung, oder sogar in einzelnen Fällen auch oberhalb der Ebene.

Zuletzt muss ich noch bemerken, dass es bei der Messung des Diaphragma nicht gleichgiltig ist, ob wir es im grünen Zustande, in an der Luft getrocknetem oder endlich in mit Wasser ganz angesogenem Zustande messen. Meine Messungsdaten beziehen sich auf an der Luft getrocknete Diaphragmen. Sobald wir aber den Spross im Wasser weichen, saugen sich die Diaphragmen voll mit Wasser und es wächst vorzüglich ihre Dicke-Dimension. Mit diesen, zufolge verschiedenen Wassergehaltes sich zeigenden Unterschieden in der Dicke stimmt die Dimensionsverschiedenheit in den Diaphragmen zwischen Winter- und Frühjahrs-Trieben überein.

Mit diesem Wassergehalt hängt auch noch der Härtezustand des Diaphragma zusammen, denn Wasser enthaltend ist es immer weicher, als wenn es ganz trocken ist.

Bei oberflächlicher Betrachtung scheint es die Härte des

Holzes der Triebe, und zwar in seiner ganzen Ausdehnung, zu besitzen. Nach genauerer Untersuchung jedoch zeigt es sich, dass es etwas weicher ist als das Holz. Auch ist es in die Quere leichter zu zerschneiden, als der Länge nach.

Diese Beschaffenheit des Diaphragma hängt enge mit der anatomischen Construction desselben zusammen. Damit ich jedoch seine von den andern Markzellen abweichende Beschaffenheit und so seine Charakteristik um so genauer beschreiben könne, ist es nothwendig, dass ich in einigen Zügen das Markzellengewebe der dicotylen Holzgewächse charakterisiere.

II. Die anatomischen Verhältnisse der Diaphragmen.

Das Markzellengewebe im Allgemeinen besteht rein nur aus parenchymatischen Zellen, welche mehr oder weniger kugelrund oder vieleckig und ziemlich gross sind, 4—5mal grösser als die Holzparenchymzellen der sie umgebenden Gefässbündel. Ihre Grösse ist aber nicht gleich, denn in der Mitte finden sich die grössten vor und gegen den Rand des Markes werden sie immer kleiner (Fig. 14). In radialer oder tangentialer Richtung bilden sie für gewöhnlich keine Reihen, oder sie zeigen nur schwer erkennbar eine Anreihung in radialer Richtung.

Dagegen bilden sie der Länge des Stengels nach ziemlich gut erkennbare Reihen.* Zwischen den Zellen sind sowohl in Quer- als Längsschnitten gut erkennbare Intercellulargänge. Die Zellenwand verholzt in den meisten Fällen nicht, aber in vielen Holzgewächsen zeigt sie gut die Holzreaction.** Sie ist mehr oder weniger verdickt und zwar getüpfelt. Die Tüpfel sind meistentheils kreisförmig oder von kreisähnlicher Form, rundlich, eiförmig. Ihre Anordnung zeigt weder an der radialen, noch tangentialen, noch an der horizontalen Wand eine gewisse Ordnung (Fig. 14). Und nur an den Markzellen mancher Arten finden wir in dieser

* Dr. A. de Bary: Vergl. Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen u. Farne. Leipzig 1877. p. 418. Gries l. c. p. 231.

** G. Krasner: Ueber das Mark einiger Holzpflanzen. Inaug.-Diss. d. Univers. Basel. 2 Taf. Breslau 1884. — Dr. Franz Mentowich: Das Mark bei einigen Kletter-Pflanzen. Magyar Növénytani Lapok (Ungarische botan. Blätter). IX. Jahrg. 1885. pag. 65.

Hinsicht eine Ausnahme. Bei Vitis nämlich zeigen die Tüpfel an den Seitenwänden der Markzellen das Bestreben, sich in senkrechter Richtung auf die Achse des Stengels zu dehnen.*

Unter diesen Zellen kommen dann noch zufällig auch andere abweichende Zellen vor, weswegen GRIES** homogene und heterogene Markzellengewebe unterscheidet. Diese Unterscheidung bezieht sich jedoch vorzüglich auf die Lebensthätigkeit der Markzellen. Die meisten Markzellen nämlich sterben noch im Jahre

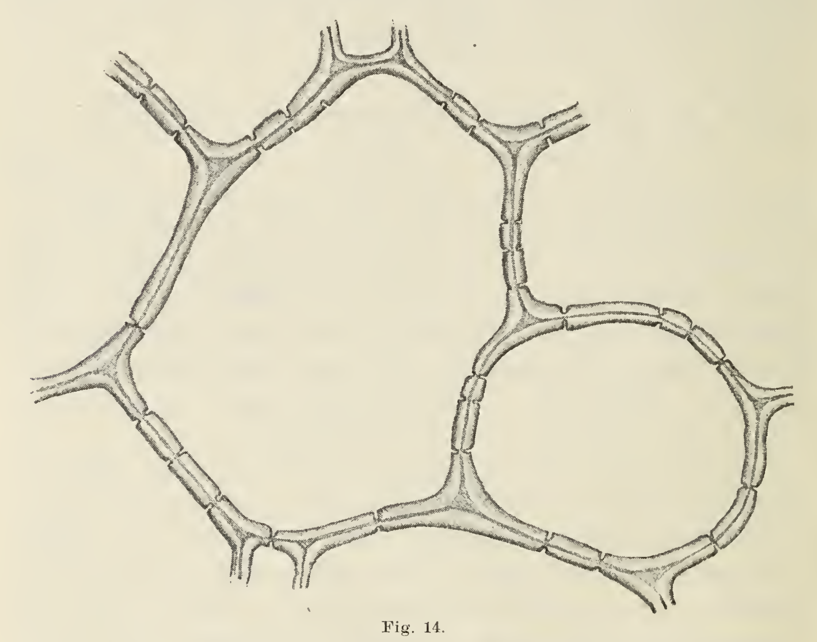


Fig. 14.
Vitis vinifera L. Querschnitt der Markzellen des Stengelgliedes. 400fach vergrössert.

ihrer Entstehung ab, ihr Inhalt wird aufgesogen und ihre Stelle nimmt Luft ein (cellules inertes), wieder in andern Fällen behalten sie lange, selbst bis 20 Jahre, ihre Lebensfähigkeit (cellules actives)*** und speichern jährlich in sich Stärkekörner, Gerbsäure u. s. w. als Reserve-Nährstoffe auf.

* D'ARBAUMONT: La tige des Ampelidées. Ann. d. sc. nat. Ser. VI. T. XI. p. 256.

** Ann. d. sc. nat. Ser. V. T. XIV. p. 30.

*** l. c. pag. 29.

Dieses Mark wird dann von der Markscheide in der Dicke einiger Zellenschichten umschlossen, die Zellen derselben gehören zum Marke und sind unmittelbar in Berührung mit den primären Gefässbündeltheilen, respective mit der Markkrone und zwischen diesen mit den secundären Bündeltheilen.* Eben deshalb zeigen die die Markscheide bildenden Markzellen eine Abweichung von denen in das Innere des centralen Cylinders fallenden Markzellen, insofern sie in radiale und senkrechte Reihen gereiht sind, die

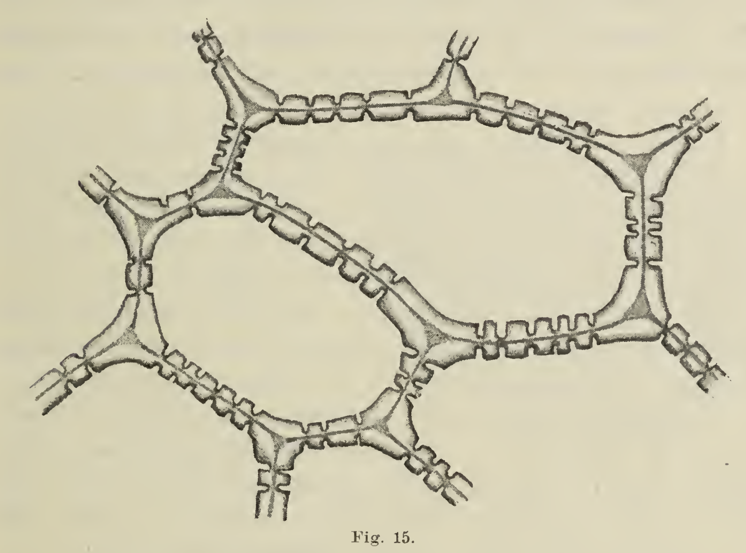


Fig. 15.

Vitis vinifera L. Querschnitt der Markscheide-Zellen. 400 fach vergrössert.

Zellen selbst jedoch in ihrer Form mehr oder weniger noch den Markzellen ähnlich sind (Fig. 15). Ihre Wand indessen ist bedeutend dicker, ist immer verholzt und zeigt gut die Reaction des schwefelsauren Anilins oder des Phloroglucins. Ihre Zellenwände sind tüpfelartig verdickt, die Tüpfel sind entweder kreisförmig oder sie nähern sich mehr oder weniger der Spaltform und sind zahlreicher als an den Markzellen. Sie liegen auf den horizontalen Wänden so ziemlich ohne Ordnung, oder in einer nur

* Dr. A. de Bary: Vergl. Anatomie etc. Leipzig 1877. p. 419. — Dr. J. Wiesner: Elemente d. Anatomie u. Physiologie. II. Aufl. Wien 1888. pag. 117.

schwer wahrnehmbarer Ordnung in radialer Richtung. Auf denen in der Längenrichtung des Triebes stehenden Wänden bilden sie senkrechte Reihen, welche mit den primären Gefässen parallel sind, aber auch die Zellen selbst sind mehr oder weniger in der Längenrichtung gestreckt (Fig. 20, 25, 26). Die Tüpfelchen aber sind mehr spaltförmig und in der Richtung der Längenwand geordnet.

Sie bleiben lange lebend und enthalten Stärke oder einen andern Reserve-Nährstoff, welcher sich ebenso wie im Marke jährlich zu Anfang der Vegetationsperiode anhäuft und aus den Zellen verschwindet, um sich dann wieder in der Mitte und am Ende der Vegetationsperiode anzusammeln.

Obwohl die Zellen der Markscheide und die Zellen des Markes angrenzend sind, gehen sie dennoch nicht stufenweise in einander über, sondern es bleibt die Grenze zwischen beiden sehr scharf und die zwei nachbarlichen, abweichenden Zellengruppen kommen mit einander in unmittelbare Berührung (Fig. 25, 26).

Die Markzellen schliessen sich nur an die primären Markstrahlzellen mit stufenweisem Uebergange an und zwar in dieser Art, dass die Markzellen sich in der Nähe des Markstrahles in der Richtung des Markstrahles stufenweise ausdehnen, während die gänzlich radiale Reihen bildenden Markstrahlzellen ihnen nachfolgen. Dieser Dehnung entsprechend wird ihre Form auch immer mehr ziegelförmig, ihre Zellenwand aber verdickt sich immer mehr, je mehr sie sich dem Markstrahle nähern.

Die Zellenwände behalten ihre tüpfelförmige Verdickung, aber die Tüpfel sind mehr elliptisch geformt und reihen sich nach der Längenrichtung der Zellen, respective in der Richtung des Markstrahles. Die in der Nachbarschaft von Markscheide und Markstrahl befindlichen Markzellen sind aber an Flächenraum immer geringer, als die Zellen in der Mitte des Markes. Diese Zellen können wir daher als diejenigen betrachten, welche den Uebergang zwischen dem Marke und den in seinem Umkreise befindlichen Geweben bilden und die Verbindung bewerkstelligen.

Während wir aber einen solchen scharfen Contrast zwischen den Zellen des Markes und der Markscheide finden, ist der Unterschied zwischen den Zellen der Markscheide und des Diaphragma

kleiner, als zwischen den Diaphragmazellen einerseits, andererseits zwischen den Zellen des Markes. Im Allgemeinen erscheinen die Diaphragmazellen — abgesehen von der Form — ganz so wie die Zellen der Markscheide.

In der Nähe des Diaphragma gehen die Zellen des Markes stufenweise in die Zellen des Diaphragma über, insofern ihre Gestalt, welche bisher nach drei Richtungen so ziemlich gleichmässig ausgebildet war, allmählig nur in tangentialer und radialer Richtung ihre ursprüngliche Ausdehnung behält, in der Längenrichtung des Stengels aber sich vermindert und die Zelle platt wird. Daher kommt es, dass in dem Querschnitte des Diaphragma die Zellen mehr oder weniger die Form der Markzellen beibehalten, dagegen in dem Längenschnitt hievon abweichen (Fig. 16, 18). Dem zufolge erscheinen die Zellen in dem Längsschnitte des Diaphragma so, als wenn sie in radialer, respective tangentialer Richtung gestreckt wären und wir müssen sie auch mit Rücksicht auf den Zellendurchmesser in horizontaler Richtung als gedehnte erkennen und zwar mehr in radialer, als in tangentialer Richtung (Fig. 16, 19, 21, 22, 23). Diese Dehnung der Zellen tritt jedoch nicht gleichmässig bei dem Diaphragma einer jeden Art auf. Am meisten gedehnt sind sie in dem Diaphragma bei Vitis (Fig. 19), Broussonetia (Fig. 23), Clematis Flammula (Fig. 21), Deutzia gracilis (Fig. 22); hingegen giebt es einzelne Arten, deren Zellen weniger gestreckt sind, wie in dem Diaphragma bei Ficus (Fig. 16), Forsythia und Lonicera.

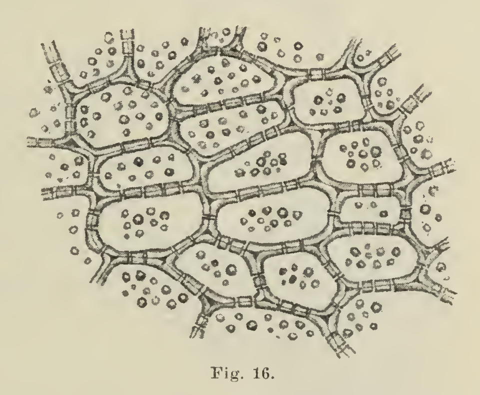


Fig. 16.

Ficus Carica L. Längsschnitt der Diaphragma-Zellen. 200fach vergrössert.

In dem Diaphragma mancher Pflanzenart sind die Zellen insgesammt gedehnt, wie in den Diaphragmen bei Vitis (Fig. 19), Broussonetia (Fig. 23), Deutzia (Fig. 22), Clematis (Fig. 21). In den Diaphragmen bei Ficus (Fig. 16), Forsythia und Lonicera

finden wir unter den gestreckten Zellen auch kürzere, ja in dem Diaphragma bei Clematis Vitalba haben die Zellen kaum ihre Form geändert und sind kaum verschieden von der Form der Markzellen. Bei manchen Arten sind die Diaphragmazellen in der Mitte und am Rande die gedehntesten (Deutzia gracilis), während an den meisten die mittleren Zellen die wenigstgestreckten sind und gegen den Rand zu immer gestreckter werden, z. B. in dem Diaphragma bei Clematis Vitalba sind sie beinahe kugelförmig und strecken sich dann immer mehr gegen den Umfang

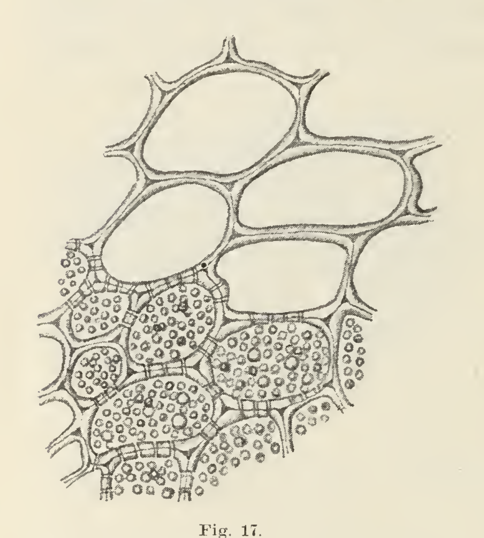


Fig. 17.

Ficus Carica L. Querschnitt der Markscheide- und Mark-Zellen. 200fach vergrössert.

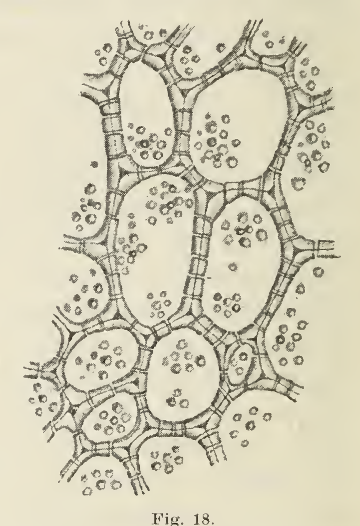


Fig. 18.

Ficus Carica L. Querschnitt der Diaphragma-Zellen. 200fach vergrössert.

des Markes. Am wenigsten ist diese Zellendehnung zu beobachten in dem Diaphragma bei Symphoricarpus racemosus und Abelia floribunda.

Die Gestalt der Zellen des Diaphragma überblickend können wir sagen: während die Markzellen isodiametrisch sind, sind die Zellen des Diaphragma in radialer und tangentialer Richtung gestreckt. Für alle Fälle steht jedoch fest, dass in den Diaphragmen, mögen ihre Zellen entweder gleich oder verschieden geformt sein, mögen sie homogene oder heterogene sein, bei den dicotylen Holzgewächsen nie Gefässbündel vor-

kommen, wie solche in den Diaphragmen anderer Pflanzen zu constatieren sind.*

Der Gestalt entsprechend verändert sich auch jene Richtung, in welcher sich die Zellen an einander anschliessen, und stufenweise verändert sich auch die Form des Anschlusses. Während nämlich die Markzellen — wie ich erwähnte — mehr in der Längenrichtung des Stengels bestimmte Reihen zeigen, behalten die Diaphragmazellen mehr oder weniger auch diese Richtung bei, reihen sich aber vorzüglich in radialer Richtung (Fig. 16, 19, 21, 22, 23), was insbesondere an dem Längsschnitt gut zu ersehen

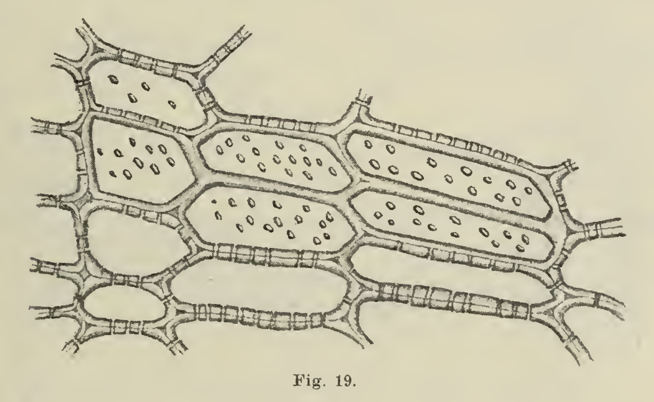


Fig. 19.

Vitis vinifera L. Längsschnitt der Diaphragma-Zellen. 200fach vergrössert.

ist, obgleich es Arten giebt, an welchen diese Anreihung kaum bemerkt werden kann.

Dieser Anreihung entsprechend schliessen sich die Zellen in einer von den Markzellen abweichenden Weise an einander. Die horizontalen Wände der Markzellen sind mehr oder weniger parallel, grossentheils sind auch die horizontalen Wände der Diaphragmazellen parallel, obwohl es häufig der Fall ist, dass diese horizontalen Wände sich gegen einander neigen.

Die Zellenwände, welche die Markzellen in der Längenrichtung von einander trennen, sind so ziemlich parallel zur Längen-

* Dr. A. B. Frank: Lehrb. der Botanik. Leipzig 1892. Bd. I. p. 206—207. — Gefässbündel enthaltende Diaphragmen haben die Equisetaceen, Gramineen, Umbellifereen (?), ferner Dipsacus und Taraxacum (?).

achse des Triebes. Diese Seitenwände der Diaphragmazellen keilen sich mehr oder weniger zwischen ihre Seitennachbarn ein. Die Zellen bei Vitis (Fig. 19), Deutzia (Fig. 22), Clematis Flammula (Fig. 21) zeigen genug deutlich diese Art des Anschlusses, bei andern Arten, wie bei Ficus (Fig. 16), Broussonetia (Fig. 23), Forsythia und Lonicera kommt diese Anschlussart weniger zur Geltung.

Noch mehr unterscheiden sich jedoch die Diaphragmazellen von den Markzellen betreffs der Verdickung der Zellwände. Es

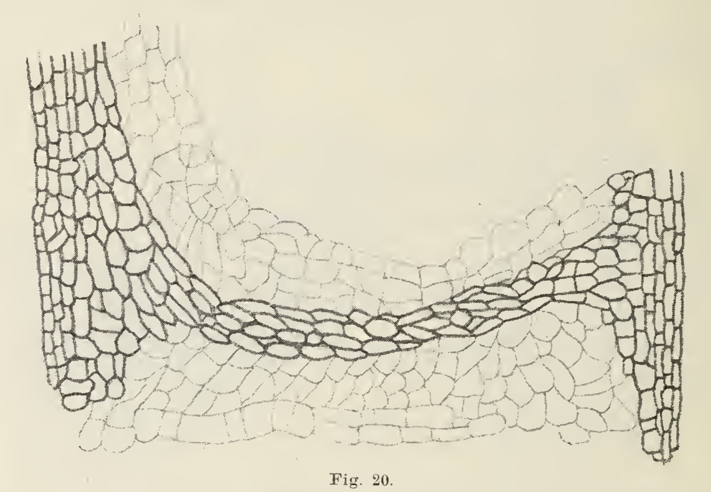


Fig. 20.
Clematis Flammula L. Diaphragma mit Markscheide im Median-Längsschnitt. 52fach vergrössert.

ist wahr, dass auch die Wand der Markzellen verdickt ist, aber diese Verdickung bleibt weit zurück hinter der Verdickung der Diaphragma-Zellwände. Die Diaphragma-Zellwände zeigen vorzüglich gegen die Seitenränder des Diaphragma bei manchen Arten eine grössere Verdickung, als in der Mitte, so ist es bei Vitis (Fig. 19), bei anderen Arten dagegen zeigt sich eine solche Abweichung nicht, ja die Zellen sind sogar in der Mitte mehr verdickt. Und nur als Ausnahme ist ein solches Diaphragma anzusehen, dessen Zellwände nicht viel dicker wären, als die der Markzellen,. wie eine solche Ausnahme das Diaphragma von Lonicera Caprifolium zeigt. Die Verdickung ist auch hier, wie bei den andern Markzellen, tüpfelartig. Die

Tüpfel der Markzellen sind jedoch rund oder mehr oder weniger unregelmässig in die Länge gezogen (Fig. 14) und lagern sich beinahe immer ohne jede Ordnung ab. Die Tüpfel der Zellen des Diaphragma sind nie rund, sondern immer elliptischrund, ja sogar spaltförmig, ferner reihen sie sich mit Ausnahme der horizontalen Wände, an welchen die regelmässige Anreihung nicht beständig ist, immer in der Dehnungsrichtung der Zellen und zwar so, dass die Spalten entweder parallel und quer verlaufen, oder aber, was häufiger ist, schief stehen (Fig. 19).

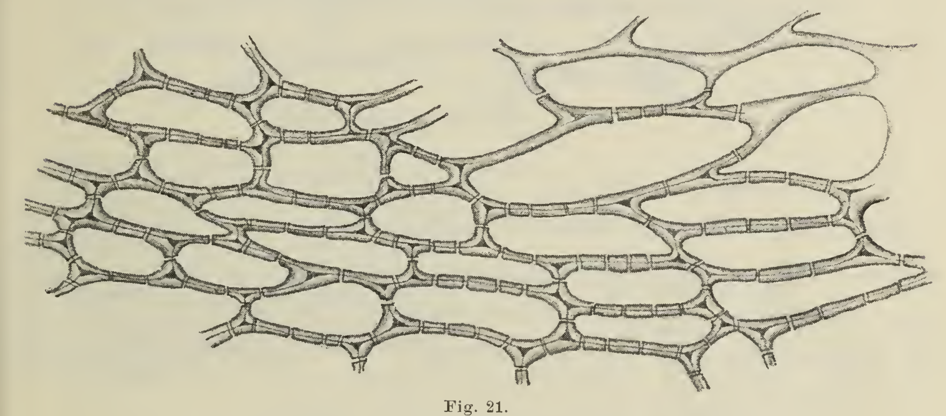


Fig. 21.
Clematis Flammula L. Diaphragma-Zellen. 200fach vergrössert.

Die Zellen des Diaphragma schliessen sich entsprechend ihrer Gestalt eng an einander und bilden im Gegensatz zu den Markzellen wenige und sehr enge Intercellulargänge, oder es sind solche zwischen ihnen überhaupt nicht zu finden (Fig. 16, 18, 20, 21, 22, 23, 31, 32).

Die Zellen des Diaphragma kommen der Begrenzung des Diaphragma entsprechend mit den Markzellen, ferner mit den Zellen des Markstrahles und der Markscheide in Berührung.

Die Markzellen gehen in die Zellen des Diaphragma dadurch stufenweise über, dass ihre Gestalt sich stufenweise plattet, respective sich mehr ausdehnt. Diesem gestaltlichen Uebergange steht entgegen der scharfe Gegensatz bezüglich der Dicke, insofern an einer bestimmten Grenze die schon sehr verdickten Zellen mit den noch nicht verdickten in Berührung treten (Fig. 21), und

diese plötzliche Differenzierung entwickelt sich auch noch in dem Falle, wo das Diaphragma nur wulstartig zur Ausbildung gelangt, wie bei Philadelphus pubescens (Fig. 8).

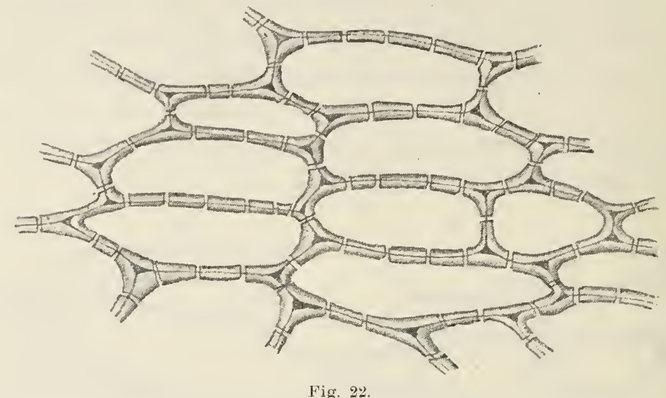


Fig. 22.
Deutzia gracilis S. et Z. Längsschnitt der Diaphragma-Zellen. 200fach vergrössert.

Mit dem Markstrahl verknüpfen sich die Zellen des Diaphragma stufenweise, indem die Markstrahlzellen auch in Betreff ihrer gestaltlichen und sonstigen Eigenschaften so ziemlich mit den Diaphragmazellen übereinstimmen, ausgenommen, dass die Gestalt der Markstrahlzellen entschieden ziegelförmig ist.

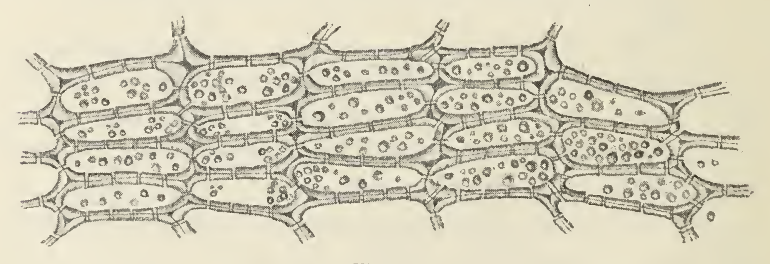


Fig. 23.
Broussonetia papyrifera Vent. Längsschnitt der Diaphragma-Zellen. 200fach vergrössert.

Hingegen ist der Uebergang in die Zellen der Markscheide nicht stufenweise, da die Zellen des Diaphragma in radialer Richtung, die Zellen der Markscheide aber in Längsrichtung gedehnt sind, so dass an der Berührungsstelle zwischen den zweien entweder der vorerwähnte Lagerungsunterschied vorhanden ist, oder

aber es lagern sich an den Berührungs- respective Verschmelzungsstellen schiefstehende Zellen ab (Fig. 20). Die Tüpfel der Diaphragmazellen entwickeln sich in der Ebene des Längenschnittes in radialer Richtung, wohingegen dieselben an den Zellen der Markscheide sich in der Längsrichtung des Stengels anreihen.*

In einem stimmen jedoch sowohl die Zellen des Diaphragma, wie auch die des Markstrahles und der Markscheide überein, dass sie nämlich mit Reserve-Nahrungsstoffen erfüllt sind und zwar beinahe ausschliesslich mit Stärkemehl (Fig. 17, 18, 22, 23, 24), zuweilen mit Gerbsäure, ja auch mit fettartigen Stoffen, ferner, dass ihre Zellenwände gleichmässig gut und deutlich die Holzreactionen zeigen.

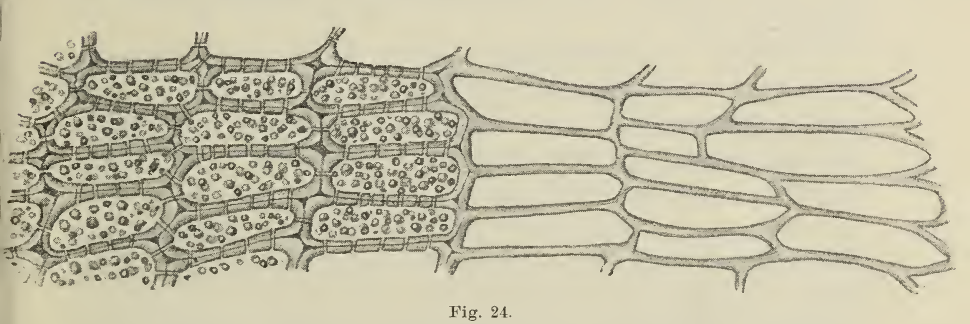


Fig. 24.

Philadelphus pubescens Loisl. Längsschnitt der Zellen des wulstartigen nodalen Diaphragmas. 200fach vergrössert.

In dem Diaphragma findet man ausser den geschilderten Zellen noch andere auch in dem Marke vorkommende Zellen, z. B. Krystalle führende Zellen (Broussonetia, Forsythia u. s. w.), welche gewöhnlich grösser sind, als die sie umgebenden Zellen und ihre Wand bleibt meistentheils dünn; ferner Milchröhren (Ficus, Broussonetia), deren Wand sich nicht verholzt.

Die gesammten Diaphragmazellen haben ferner die Befähigung, eine grosse Menge Wasser in sich aufzunehmen. Von dieser ihrer Fähigkeit können wir uns leicht überzeugen, wenn wir sie künstlich getrocknet wieder in das Wasser bringen. Sonst aber kann

* Die gestaltliche Uebereinstimmung der in den röhrigen Stengeln an dem Markumfange stehenden engern Markzellen mit dem primären Markstrahl-Parenchyme erwähnt auch de Bary: Vergl. Anatomie p. 419.

man zur Zeit der Vegetation, insbesondere zu Anfang derselben von der Wassermenge leicht Ueberzeugung gewinnen.*

Da der Charakterzug der Diaphragmazellen in vieler Beziehung mit dem der Markscheidezellen übereinstimmt, erscheinen diese bei makroskopischer Untersuchung mit jenen übereinstimmend und das Diaphragma scheint gleichsam die Fortsetzung der Markscheide zu sein.

III. Die Bildung der Diaphragmen.

Die Markdiaphragma-Zellen sind hinsichtlich ihrer Lage und ihres Ursprungs eigentlich Markzellen, desshalb sind sie am Anfang ihrer Bildung und Entwickelung übereinstimmend mit den Markzellen.

In dem Vegetationskegel und in den von den obersten Blatthöckern entstandenen Knoten besteht das Mark aus gänzlich gleichförmigen Zellen und ist vollkommen gleichartig. Noch unterhalb des Vegetationskegels respective in den 1—2 Knoten unterhalb der Endknospe verbleibt diese Gleichartigkeit des Markes. Die Markzellen bestehen um diese Zeit aus sehr dünnwandigen, in der Richtung der Längsachse des Triebes mehr verkürzten, daher verflachten engschliessenden Parenchymzellen, welche sich in senkrechte, ja einigermassen strahlige Reihen ordnen. In dem weiter unten gelegenen Stengeltheil jedoch geschieht schon sehr zeitig die Dehnung der Stengelglieder zufolge des intercalaren Wachsthums. Unter dieser Dehnung verändert sich besonders die Gestalt der internodalen Markzellen, insofern ihre platte Gestalt allmählig isodiametrisch, ja sogar nach Ort und Zeit eine in der Längenrichtung des Triebes gestreckte wird und es bilden sich die schizogenen Intercellulargänge. Aber die nodalen Zellen verändern kaum ihre Lage und ihre Gestalt, weil sich das in den Knoten befindliche Mark kaum oder nur sehr wenig dehnt.**

In diesem Zeitabschnitte der Dehnung, also zu Anfang des intercalaren Wachsthums tritt in den noch lebenden internodalen und nodalen Markzellen die Verdickung ein. Die Dehnung hält

* A. Prunet: Comptes rendus. T. CX. jan.—juin 1890. p. 594.

** Krasser l. c.

aber noch weiter an und erreicht das Maximum — wonach die internodalen Markzellen ihre Thätigkeit allmählig verlieren, ihr Inhalt wird aufgesogen und sie sterben ab, ja zufolge grösserer Dehnung reissen sie von einander und gehen zu Grunde, so dass an ihrer Stelle eine leere Röhre entsteht oder das Mark fächerig wird.*

Der Knoten selbst aber dehnt sich sehr wenig und nur zu Anfang der Dehnung der Internodien — so, dass die Internodien noch intercalarisch wachsen, hingegen der Knoten schon die Dehnung eingestellt hat. Diese Dehnung des Knotens hat jedoch keinen Einfluss auf die Gestalt der innerhalb des Knotens befindlichen Markzellen, weil den, infolge der Dehnung entstandenen Raum die durch die Theilung entstandenen Zellen einnehmen.

In dieser Zeitperiode unterscheiden sich die Diaphragmazellen nur in der Gestalt von den andern Markzellen. Während jedoch die Markzellen eben zufolge Beschränktseins ihres Lebens ihre weitere Verdickung einstellen, setzen die Diaphragmazellen ihre Verdickung so lange fort, bis sie sich vollständig ausgebildet haben und bis mit dem Fortschritt der Vegetationsperiode in ihnen die Aufspeicherung der Reserve-Nährstoffe beginnt.

Diesen Verlauf der Entwickelnng des Diaphragma können wir deutlich beobachten in den jüngsten Knoten der im Herbste sich entwickelnden Sprossen: die auf den mit Stärkemehl angefüllten und aus verholzten dickwandigen Zellen bestehenden Diaphragmen folgenden jüngeren Diaphragmazellen sind schon weniger mit Stärkemehl angefüllt. Die Menge des Stärke-Inhaltes nimmt ab in dem jüngern Alter des Diaphragma, d. h. je jünger es ist, also je näher es zur Spitze des Triebes steht, desto geringer ist sein Stärkegehalt. Schliesslich folgt schon ein solches Diaphragma nach oben an dem Triebe, in welchem kein Stärkemehl mehr zu finden ist, aber die Zellenwände sind noch dick und verholzt. In noch höher gelegenen jüngeren Diaphragmen sind die Zellenwände noch verdickt, aber nicht mehr verholzt; bis endlich die jüngsten sich nur in der Gestalt der Zellen von den übrigen Zellen des Markes unterscheiden. Die Zellen des allerletzten und schon zur End-

* A. de Candolle: Anleit. z. Studium d. Botanik. Neubearbeitet von Dr. A. v. Bunge. Leipzig 1844. p. 40.

knospe gehörigen Diaphragma unterscheiden sich in gar nichts mehr von den übrigen Markzellen. So ist dies z. B. bei den Vitis-Arten.

Grösstentheils ist dies das allgemeine Bild der Bildung des Diaphragma, respective des Markes.

Es giebt jedoch viele Abweichungen von dieser allgemeinen Regel. In erster Reihe muss ich hervorheben, dass die Differenzierungen in den Diaphragmazellen bei manchen Arten schon an dem unterhalb der Endknospe befindlichen Knoten eintreten (Ficus), an andern Arten wieder nur an dem 4—5ten Knoten (Vitis).

Die intercalare Dehnung wirkt jedoch nicht nur modificierend auf die Markzellen, sondern bestimmt mehr oder weniger die Grenze des Diaphragma. Bekanntlich breitet sich die intercalare Dehnung nicht gleichmässig und auf einmal auf alle Punkte des Stengelgliedes aus. In den meisten Fällen fällt das Maximum der Dehnung etwas höher als auf die Mitte des Stengelgliedes, es kann aber dieses Maximum auch in die Nähe der Spitze, ja sogar in den untern Theil des Stengelgliedes fallen.* Wenn das Dehnungs-Maximum in die Mitte des Stengelgliedes fällt, so entwickelt sich die obere und untere Fläche der Diaphragmen annähernd gleich (Broussonetia, Forsythia, Lonicera). Wenn das Maximum der Dehnung in den obern Theil des Stengelgliedes gelangt, dann ist beim Diaphragma die obere Fläche eben, die untere Fläche aber concav (Ficus), endlich, wenn die Intensität der Streckung in den unteren Theil des Stengelgliedes fällt, so ist die obere Fläche des Diaphragma concav, die untere aber eben (Vitis, Clematis Flammula). Von diesen Erscheinungen kann man sich leicht Ueberzeugung verschaffen, wenn wir die im Dehnen begriffenen Stengelglieder mit Tuschlinien in gleichen Abständen bezeichnen. Diese Linien werden sodann dort am entferntesten von einander liegen, wo die Dehnung die grösste war. Von dieser Erscheinung kann man sich übrigens auch auf praktischem Wege Kenntniss verschaffen; bekanntlich bricht beim starken Biegen der grüne Sprössling der Weinrebe oberhalb des Knotens, also oben nächst

* Ph. van Thieghem: Traité de Botanique. Paris 1884. p. 264. — Dr. J. Wiesner: Elemente d. Anat. u. Physiologie d. Pflanzen. II. Aufl. Wien 1885. p. 244.

dem Diaphragma sehr leicht und zwar einfach deshalb an dieser Stelle, weil hier an dem Stengelgliede das Dehnungs-Maximum ist und zugleich das Maximum der Anschwellung (Turgescenz) der Zellen, wonach sie zufolge ihrer Ansteifung der Biegung am wenigsten zu widerstehen vermögen und leicht abbrechen. Zu derselben Zeit haben aber schon die Markzellen des unter dem betreffenden Diaphragma befindlichen Stengelgliedes das Maximum ihrer Wanddicke mehr oder weniger erreicht.

Sobald die Zellen des Diaphragma die volle Entwickelung in ihrem Wachsthume und in der Verdickung ihrer Wände erreicht haben, — beginnt auch schon in ihnen die Aufspeicherung der Stärke-Körnchen.

IV. Die Bedeutung des Markdiaphragma.

Die vorher beschriebenen anatomischen Merkmale heben so sehr die Zellen des Markdiaphragma der dicotylen Holzgewächse hervor, dass, nachdem zwischen den anatomischen Merkmalen der den Pflanzenkörper bildenden Zellen und zwischen irgend einer Lebensthätigkeit der Pflanze immer irgend welcher bestimmter Zusammenhang sein muss, ich mich mit Recht angeeifert fühle, in diesem Falle nach der Lebensthätigkeit zu forschen, zu deren Ausübung die Diaphragmen berufen sind.

Mit Rücksicht auf die anatomischen Merkmale der Diaphragmen und deren Placierung in dem Pflanzenkörper, können wir dieselben besonders aus zwei Gesichtspunkten zum Gegenstand unserer Untersuchung machen, nämlich aus dem Gesichtspunkte der Aufspeicherung des Nahrungsstoffes und hinsichtlich der Festigung des Pflanzenkörpers.

1. Das Markdiaphragma als Speicher-Gewebe.

Aus den im Vorangegangenen mitgetheilten Untersuchungsresultaten geht zur Genüge hervor, dass die Diaphragmazellen zu Ende der Vegetationsperiode, also in der sogenannten Ruhezeit der Pflanzen mit Stärkekörnchen angefüllt sind, ebenso wie die mit ihnen in Berührung stehenden Markscheide- und Markstrahl-Zellen, oder wie die lange am Leben bleibenden Markzellen mancher anderer Holzgewächse.

Diese Stärkekörnchen verschwinden jedoch bei Eintritt der Vegetation, also zur Frühjahrszeit, wo die Bäume zu treiben anfangen, sie werden verbraucht und ihren Platz nimmt grösstentheils Wasser ein, so dass wir in einer gewissen Zeitperiode vergeblich darin Stärkekörnchen suchen. Diese können wir demnach nur für Reserve-Nährstoffe halten und deshalb die Diaphragmazellen für Speicher-Zellen, das markgewebeartige Gewebe in den Diaphragmen aber für Speicher-Gewebe ansehen.

Diese Bedeutung behält das Diaphragma-Gewebe sehr lange Zeit. Zu dessen Bekräftigung kann ich erwähnen, dass ich an einem 12jährigen Weinstocke, an dessen Wurzeln schon die Roesleria schmarotzte und an einem im Budapester botanischen Garten gewachsenen 20jährigen Weinstocke, in den untersten Diaphragmen noch Stärkemehl gefunden habe. Das 5jährige Diaphragma von Ficus Carica, das 8jährige von Forsythia suspensa war noch im Verlaufe des Winters voll von Stärkekörnern.

Dass sich aber in ihm eine nicht unbedeutende Menge dieses Reserve-Nährstoffes ansammelt, geht aus der Erscheinung hervor, dass, wenn sich in ihnen nicht der aufgespeicherte Nahrungsstoff anhäuft, das Ausschlagen der in seiner Nähe befindlichen Blattknospe unterbleibt. Die Knospen solcher Knoten bei Lonicera occidentalis Hook. und L. Kamschatica Hort. haben nicht ausgetrieben, deren Diaphragmagewebe Stärkekörnchen nicht enthielten. Dasselbe kann man auch an Weinstöcken sehen, deren im Spätherbste entwickelte Sprossen eine hinreichende Menge von Reserve-Nahrungsstoff in ihren Endknoten nicht mehr aufspeichern konnten, dem zufolge auch nicht fähig sind, Blattknospen zu entwickeln und im Frühjahr auszutreiben, abgesehen davon, dass dieselben deshalb, weil sie nicht zur genügenden Reife gelangten, in der Winterkälte auch leicht zu Grunde gehen.

Hieraus folgt, dass der in den Diaphragmen angesammelte Nahrungsstoff in erster Reihe auch zur Nahrung der an den Knoten befindlichen Blattknospen dient. Ein weiterer Beweis dafür ist auch, dass das Diaphragma in der Nähe der Knospen dicker ist und dass bei den wulstartigen unvollständigen Diaphragmen der der Knospe zugewendete Theil dicker ist. Es beweist dies aber auch die Aufzehrung des Nahrungsstoffes. Dies

kann man sehr schön bei Forsythia suspensa sehen, mit deren zeitig im Frühjahr erscheinenden Blüthen in derselben Zeit aus dem Markstrahl und dem Markdiaphragma die Stärke abnimmt, obgleich sie noch in der Markscheide und in den Holzparenchym-Zellen vorhanden ist, um dann bei der Entwickelung des die Blätter tragenden Sprossen verbraucht zu werden. Die Reihenfolge in dem Verbrauch der Reserve-Stärke des Triebes verglichen mit den Forschungen Dr. A. Fischer's wäre folgende: Die Rinde, die Markscheide, der Markstrahl und das Markdiaphragma und erst nachher das Holzparenchym*, was mit meiner Beobachtung nicht gänzlich übereinstimmt. Ich muss jedoch bemerken, dass sich dies so nur an solchen Knoten verhält, an welchen die Blüthen erscheinen; in den Diaphragmen, welche unterhalb der die Blüthe tragenden Knoten liegen, ist zur Blüthezeit die Stärke noch unberührt und beginnt erst verbraucht zu werden zur Zeit, wo die Blätterknospen ausschlagen. In den Diaphragmen solcher Triebe, welche entwickelte Blätter tragen, findet man im Frühjahr nirgends eine Spur von Stärke. Hingegen an solchen Pflanzen, welche früher ihre Blätter entwickeln, verschwindet gleichzeitig mit der Blattentwickelung aus sämmtlichen Diaphragmen der Stärkeinhalt. Dieser Bedeutung der Diaphragmen müssen wir zueignen seine Eigenthümlichkeit in der Gestalt, dass es an der gegen die Unterlage des Blattes, respective der Blattknospe zugewendeten Seite, insbesondere, wenn es sich nur in einem einblattigen Knoten entwickelt, um vieles breiter ist, als in dem andern Theile (Vitis, Ficus, Coronilla).

Die Einrichtung der Diaphragmazellen als Wasser-Reservoire hat auch Prunet** schon nachgewiesen und so kann ich von der Erklärung dieser Bedeutung absehen. Im Uebrigen fällt dieser Umstand unter denselben Gesichtspunkt, wie die Aufspeicherung des aus Stärke bestehenden Reservestoffes. Beide Stoffe dienen zur Deckung des eintretenden Bedarfes. Und so ist das Diaphragma eigentlich das für die Aufspeicherung zweier Stoffe dienende Gewebe. Und zwar enthält es diese zwei Stoffe abwechselnd in zwei ver-

* Beitr. z. Physiologie d. Holzgewächse. Jahrb. d. wiss. Bot 22. Bd. 1891. p. 110.

** Comptes rendus T. CX. 1890. p. 594.

schiedenen Zeitperioden. Nämlich in der ersten Entwickelungsperiode, wenn es noch jung ist, enthält es hauptsächlich Wasser, sodann im ausgebildeten Zustande vielmehr nur Stärke. Das ausgebildete Diaphragma endlich enthält in der Ruhezeit Stärkemehl, dagegen in der Vegetationsperiode, insbesondere zu Anfang vorzüglich Wasser. Sein Wassergehalt verändert sich jedoch demgemäss, je nachdem die Pflanze weniger oder mehr benöthigt.*

Nebenbei erwähne ich als charakteristische Eigenthümlichkeit, dass das Diaphragma, welches als Speicher-Gewebe in erster Reihe die Entwickelung der in seine Nähe fallenden, respective zu ihm gehörigen Seitenbildungen zu fördern berufen ist, oft zufolge gewisser Beschädigungen sich einfach nicht mit Reserve-Nahrungsstoff füllt und seiner diesbezüglichen Aufgabe nicht entsprechen kann. Insbesondere die in der Nähe des Diaphragma beigebrachten Wunden, auch wenn sie während der Vegetationsperiode vernarben, verursachen es, dass sich die in ihrer Nähe befindlichen Diaphragmazellen nicht mit Stärkekörnchen anfüllen. Dies ist sodann eine der Ursachen, dass in diesem Falle, wenn auch die meisten Knospen des Triebes sprossen, einzelne sich nicht entwickeln.

Die Bedeutung des Diaphragma als Speicher-Gewebe ist um so wichtiger, weil sie wie aus der früher mitgetheilten Tabelle ersichtlich ist, bei solchen Pflanzen vorkommt, deren sonst sehr entwickelte Markzellen entweder sehr zeitig absterben, oder aber in Folge Zerreissung zu Grunde gehen und so als Speicher-Gewebe für die Ernährung der Pflanzen keine Bedeutung haben können. Dieses abgestorbene Mark ersetzen die Diaphragmen und wir müssen sie für die Vertreter des ganzen Markes halten.

Das Mark als solches hat aber nur im lebenden Zustande Bedeutung, worauf auch schon DE CANDOLLE**, HARTIG***, GRIES†, PRUNET†† u. s. w. hingewiesen haben, aber die Bedeutung

---

* PRUNET l. c. p. 594.

** A. P. DE CANDOLLE: Vorl. ü. Bot. I. Bd. 1828. p. 147.

*** THEOD HARTIG: Vergl. Unters. ü. den Gehalt der wichtigsten Holzarten. Berlin 1893. p. 211.

† Ann. d. sc. nat. Ser. V. T. XIV. Paris 1872. p. 53.

†† Comptes rendus T. CX jan.—juin 1890. p. 594.

der Diaphragmen, wonach diese das ganze Mark ersetzen, hat nur GRIES geahnt, doch in seiner vollen Bedeutung nicht gewürdigt.

2. Die mechanische Bedeutung des Markdiaphragma.

Aus der Rolle, welche dem Diaphragmagewebe als Speicher-Gewebe zufällt, kann man aber noch nicht erklären die eigenthümliche Gestalt und die Anordnung seiner Zellen, die Dicke seiner Zellwände, die Anordnung der Tüpfel und auch nicht die eigenthümliche Gestalt des Gewebes selbst. Um die Bedeutung dieser Eigenthümlichkeiten des Diaphragma und seiner Zellen zu beurtheilen, habe ich jene Bedeutung gewisser Pflanzengewebe, welche die Festigkeit des Pflanzenkörpers bezwecken, in Erwägung gezogen.

SCHWENDENER* war bekanntlich der erste, der sich mit der specifisch mechanischen Einrichtung der monocotylen Gewächse befasste. Nach ihm machten Viele die die Festigkeit der Pflanzen bezweckenden Einrichtungen zum Gegenstande ihrer Forschungen. Unter diesen hat TSCHIRCH** auch darauf hingewiesen, dass nicht nur die „specifisch mechanischen Zellen", als Bastfasern, Libriform- und Collenchymzellen, sondern im Allgemeinen „die stark verdickten Zellen", welche in den Vegetationsorganen der Pflanzen vorkommen, eine mechanische Funktion haben*** und nennt solche dickwendige Zellen *Sclereiden* zum Unterschiede von den *Stereiden* (Bastfaser, Collenchym, Libriform). Nun aber entwickeln sich nach Auffassung TSCHIRCH's mechanische Elemente überall dort, wo sie aus dem Gesichtspunkte der Druck-, Zug-, und Biegungs-Festigkeit nothwendig sind, und dabei ist ganz gleichgiltig, aus welchen Gewebeelementen sie sich entwickeln.† Die Bekräftigung dieses Schlusssatzes sieht er in der Rolle der dickwandigen Zellen der Rinde.

Eine derartige Aufgabe der dickwandigen Zellen ist jedoch nicht leicht in jedem Falle nachzuweisen, denn sie ist zufällig

---

* Das mechanische Princip im anat. Bau d. Monocotylen Leipzig 1874.

** Beitr. z. Kenntniss d. mech. Gewebesystems d. Pflanzen. Jahrb f. wiss. Botanik. Bd. XVI. 1885. p. 73.

*** l. c. p. 306.

† l. c. p. 304.

auch durch Einrichtungen für die Vollstreckung einer andern Aufgabe verdeckt, aber die Dicke ihrer Wand zeigt jedenfalls, dass sie eine mechanische Funktion haben oder hatten und nichts zeigt darauf, dass sie nur allein zum Nahrungszwecke sich zu solchen entwickelten.*

Die Zellen, welche die Diaphragmen bilden, können zwar nicht gänzlich als Sclereiden bezeichnet werden, aber wir finden in ihrer Construction und Anordnung viele solche Merkmale, welche gerade auf ihre mechanische Bedeutung hinweisen. Für so ein Merkmal muss ich halten die in radialer Richtung gestreckte Gestalt der Diaphragmazellen**; ferner die Einkeilung der Zellen mehr oder weniger in einander (Fig. 19), welche Eigenschaften lebhaft an die Eigenheit der speziell mechanischen Elemente, der Stereiden, erinnern; sodann die beträchtliche Wanddicke, welche sich unnöthig zum Zwecke der Anhäufung von Reserve-Nahrungsstoffen entwickeln würde und die spaltartige Form der Tüpfel, wie deren Anordnung, welche letztere zum Beweise dessen dient, dass sich die moleculare Struktur der Zellwand in der Längsrichtung entwickelt hat.*** Obzwar auch dies unzweifelhaft ist, dass die Form und Anordnung der Tüpfel im Zusammenhange mit der Dehnung der Zellen in radialer Richtung und in Verbindung mit der Transportierungsrichtung des gelösten Nahrungsstoffes stehen.† Wenn wir noch ausser diesen in Berücksichtigung ziehen die Art, wie sich das aus so geformten Zellen bestehende Gewebe an die sie umgebenden Gewebe, also an die mehr oder weniger verholzte Wand der übrigen Zellen des Sprosses anschliesst, — tritt deutlich hervor, dass die Diaphragmen eine befestigende Bedeutung haben.

Noch mehr geht diese Bedeutung aus jener Thatsache hervor, dass ihre Entstehung, ihre Anordnung nur allein auf Grund mechanischer Principien erklärt werden können.†† Es tritt dies

* Tschirch l. c. p. 306.

** Schwendener l. c. p. 4.

*** Schwendener l. c. p. 5. 8. — Dr. G. Haberlandt: Physiolog. d. Pflanzenanatomie. II. Aufl. Leipzig 1896. p. 137.

† D'Arbaumont l. c. p. 206.

†† Tschirch i. m. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XVI. p. 303.

deutlich ans Licht, wenn wir diese nodalen Diaphragmen mit irgendwelchem internodalen Diaphragma vergleichen. Als ausgezeichnetes Beispiel dient hiezu der Trieb von Liriodendron tulipifera L. (Fig. 12), in dessen internodalem Marke wir ziemlich dicht gut entwickelte, obgleich dünne Diaphragmen finden. Die Gestalt dieses internodalen Diaphragma ist auch höchst charakteristisch. Mit einem wenig vortretenden Kreissaum stützt es sich an die das Mark umgebende Markscheide, wird dann dünner, um in dem mittlern Theil wieder dicker zu werden (Fig. 25). Es zeigt ganz die gut construierte Form einer Aussteifungseinrichtung einer Säule. Der Anschluss seiner Zellen zeugt auch für eine solche Bedeutung, denn sie verschmälern sich stark sogleich bei ihrem Anschlusse an die Markscheide und dehnen sich in radialer Richtung bei gleichzeitiger Verdickung ihrer Wände (Fig. 26). In der Mitte des Diaphragma finden wir sodann von den jetzt erwähnten Zellen umgebene mächtig entwickelte Sclereiden (Fig. 25, 27), welche schon Zellen von ausgeprägter mechanischer Rolle sind, so dass wir das Diaphragma von Liriodendron seiner Form und Anordnung nach, wie auch wegen dem Bau seiner Zellen für eine mechanische Einrichtung halten müssen.

Eine ähnliche Bedeutung haben die in den Knoten befindlichen Diaphragmen, wenn gleich in ihnen nur tüpfelartig verdickte Zellen und nicht

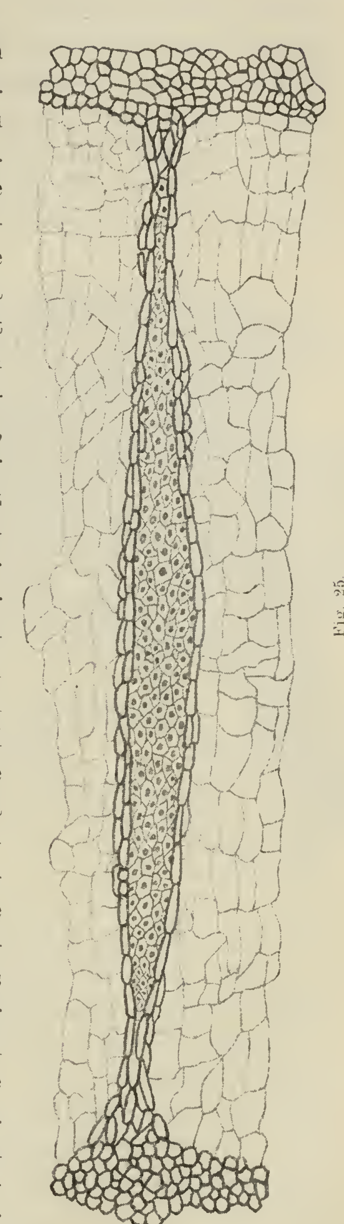


Fig. 25.

Liriodendron tulipifera L. Längsschnitt eines internodalen Diaphragma. 52 fach vergrössert.

zugleich auch Sclereiden vorkommen, obwohl man in dem Diaphragma der Paulownia auch Nester von Brachysclereiden findet (Fig. 11). Diese Verhältnisse und im Allgemeinen die Art des Markes selbst und seiner Construction deuten in gewissem Maasse auf eine mechanische Rolle, wenn auch diese Rolle grösstentheils nichts anderes ist, als eine Beihülfe zur Verstärkung des statischen Gleichgewichtes in den Theilen des Triebes.*

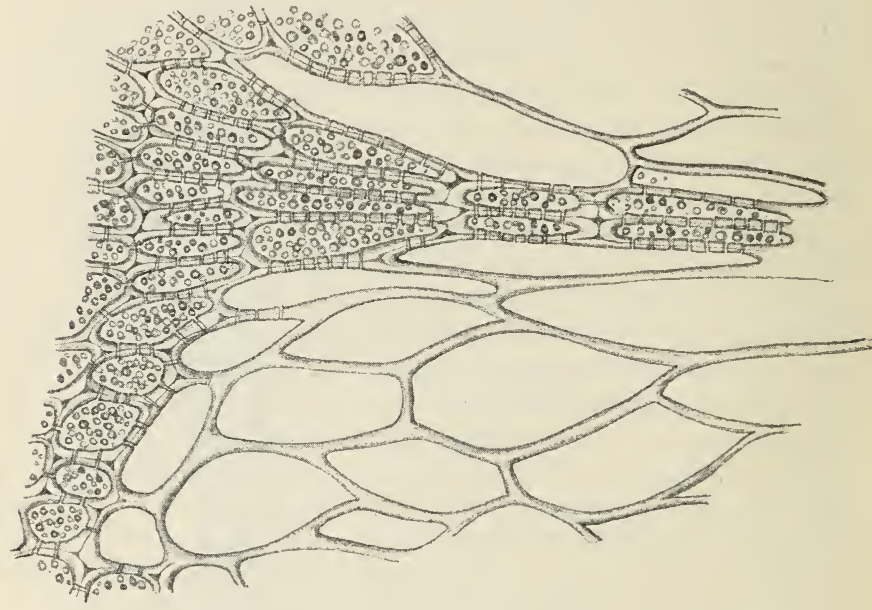


Fig. 26.

Liriodendron tulipifera L. Längsschnitt des Randes des Diaphragma. 200fach vergrössert.

Es ist jedoch die Frage, für welche Bekämpfung von Widerständen sich das nodale Diaphragma einrichtet?

Bevor ich auf diese Frage antworte, werfen wir einen Blick auf jene Pflanzen, welche ich als mit Diaphragmen versehene angeführt habe. Die 49 Arten gehören zu 13 Gattungen, deren Mehrzahl abwechselnd gegenständige Blätter besitzen. Eine Ausnahme machen hiervon Coronilla, Ficus, Vitis, Broussonetia. An

---

* D'Arbaumont l. c. p. 206.

dem Ende der Triebe bei Broussonetia treffen wir sehr oft eine zweireihige, gegenständige, ja sogar auch eine beinahe quirlständige Blattstellung, so dass wir bei dieser Gattung füglich die spirale Blattstellung unberücksichtigt lassen können. Vitis hat eine zweireihig wechselständige Blattstellung, an den Knoten jedoch steht den Blättern gegenüber der Blütenstand oder die Ranke, welche nur auf jedem dritten Knoten fehlt. Einigermaassen nähert sich

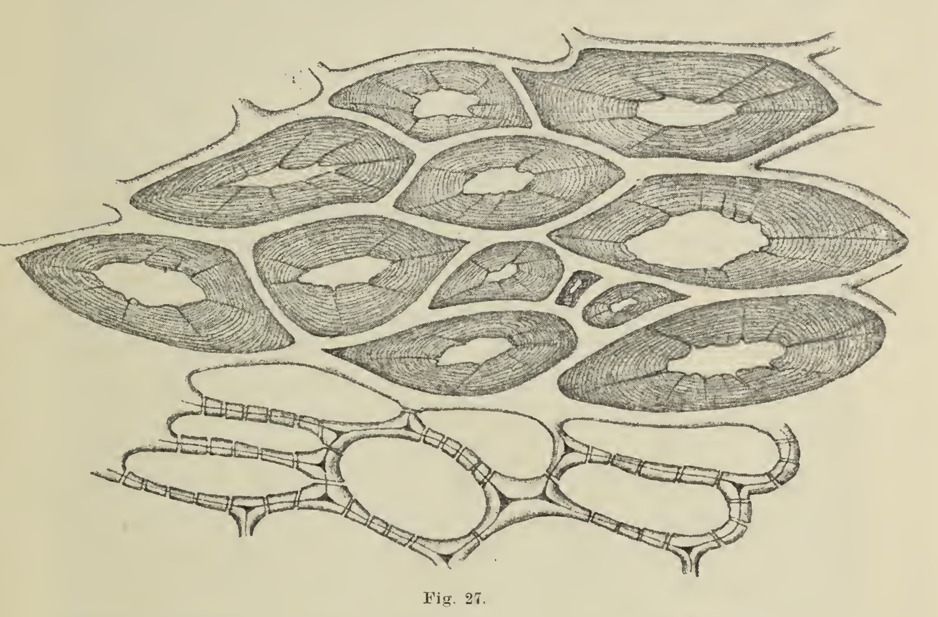


Fig. 27.

Liriodendron tulipifera L. Zellen des mittleren Theiles des Diaphragma. 450fach vergrössert.

daher auch diese hinsichtlich der Belastung des Triebes der abwechselnd gegenständigen (decussierten) Blattstellung.

Ficus Carica hat eine rein wechselständige Blattstellung, das Stengelglied der jungen Sprosse ist hier jedoch ziemlich kurz, und abgesehen von seinen gut entwickelten Blättern treibt er noch an den der Spitze des Triebes nahe gelegenen Knoten seinen ziemlich schweren birnförmigen Feigen-Blüthenstand.

Coronilla emeroides Boiss. et Spren. besitzt eine wechselständige Blattstellung und der Spross ist hier höchstens mit mehreren in den Achseln der Blätter entstehenden Blüthenknospen

belastet. Diese zwei letzten können wir aus dem Gesichtspunkte der Belastung als Ausnahme betrachten, ja mit einiger Nachgibigkeit nur Coronilla allein, bei der sich jedoch das Diaphragma, wie ich es nachgewiesen habe, nur manchmal vollständig entwickelt (Fig. 6—7), was vielleicht die Ruthenform der Triebe erfordert.

Ausser der abwechselnd-gegenständigen Blattstellung ist ein anderer Charakterzug bei den diaphragmahaltigen dicotylen Holzgewächsen, nämlich dass sich unter den Arten mehrerer Gattungen auch Schling- und Kletterarten vorfinden. Solche Gattungen sind: Clematis, Ficus, Lonicera, Vitis. Kletterarten besitzen nicht: Abelia, Broussonetia, Coronilla, Deutzia, Forsythia, Leycesteria, Paulownia, Philadelphus und Symphoricarpus. Unter diesen stehen Leycesteria und Symphoricarpus in philogenetischer Beziehung nahe zu den Loniceren. Die Gattungen Paulownia und Philadelphus aber zeigen keine bestimmte Beständigkeit in Hinsicht der Bildung des Diaphragma. Von Abelia, Broussonetia, Deutzia, Forsythia habe ich schon erwähnt, dass sie abwechselnd-gegenständige Blätter besitzen und nur Coronilla allein ist diejenige Gattung, welche weder verwandte Kletterarten, noch gegenständige Blätter besitzt.

Es liegt mir ferne, auf die biologische Eigenthümlichkeit in der philogenetischen Entwickelung der Pflanzen ein entscheidendes Gewicht zu legen. Ich wollte vorzüglich nur hinweisen auf die Kletterpflanzen als solche, deren zum Klettern angepasster Holzkörper durch Markstrahlen so ziemlich zerklüftet, rissig und daher zum Aushalten eines grösseren Druckes weniger tauglich ist.* Während jedoch die Kletterpflanzen auf die Zugfestigkeit in Anspruch genommen sind, werden Triebe, welche abwechselnd-gegenständige Blätter tragen, auf grossen Seitendruck und auf Zugfestigkeit in Anspruch genommen. Dieser Seitendruck wird noch vergrössert durch die Last der in der Achsel der Blätter sich entwickelnden, oft in einer Reihe placierten Knospen, resp. Sprossen. Weil aber das zerstückelte Xylem den Druck nicht aushalten würde und in seinen Theilen leicht verschoben werden

---

* Dr. F. Krasser: Zerklüftetes Xylem bei Clematis Vitalba L. Verh. d. zool.-bot. Ges. Bd. XLVII. 1887. p. 794. Die Construction des Holzes ist er geneigt als regressive Erscheinung zu erklären.

könnte, da es zum Aushalten des Druckes noch weniger geeignet ist, ist eine solche Einrichtung nothwendig, welche die Theile des Xylem zusammenhält und die Veränderung des Querschnittes verhindert.* So eine Einrichtung wäre z. B., wenn sich das Mark in seiner ganzen Ausdehnung zu einer solchen grösseren mechanischen Arbeit hierdurch einrichten würde, dass sich die Wand seiner Zellen verholzen würde und thatsächlich charakterisiert das Verholzen der Markzellen insbesondere die rankenden und Kletterpflanzen (Bignonia, Hoya).**

Die aufgezählten diaphragmahaltigen Pflanzen sind aber entweder röhrig, oder mit abgestorbenem Marke erfüllt und so sind ihre Markzellen zu eine derartigen mechanischen Aufgabe unvermögend. Diese zu ersetzen sind berufen die Diaphragmen, welche sich dieser mechanischen Arbeit durch die Form ihrer Zellen im Zusammenhange mit ihrer Anordnung angepasst haben.

Aehnliche Diaphragmen als Aussteifungseinrichtungen finden wir an zahlreichen monocotylen Wasserpflanzen, nur dass sie hier in erster Reihe nicht zur Hebung der Säulenfestigkeit, sondern zur Ausgleichung des radialen Druckes berufen sind.

Wenn wir bei den meisten der aufgezählten Arten die Zerstückelung des Xylems*** und dem gegenüber die abwechselnd-gegenständigen Blätter, ferner den in ihren Achseln stehenden Blüthenstand, resp. Früchte, endlich aber die an den Knoten vieler Arten zu mehreren sich entwickelnden Sprossen in Betracht ziehen, können wir leicht einsehen, dass zur Zustandebringung einer grössern Festigkeit im Xylem diese Diaphragmen vorzüglich geeignet sind, denn sie befähigen das Xylem nicht nur zum Ertragen einer grössern Last, sondern verhindern zugleich, dass die an einer Seite befindliche grössere Last im Xylem, ferner im Phloëm die Lage der zu einander gehörigen Theile, welche aus mechanischem Gesichtspunkte wichtig ist, sich verändere.†

* Schwendener l. c. p. 89.

** O. Warburg: Ueber Bau u. Entwickelung d. Holzes v. Caulotretus heterophyllus. Bot. Zeit. 41. Jahrg. 1883. p. 622.

*** Dr. F. Krasser: Zerklüftetes Xylem bei Clematis Vitalba L. Verh. d. zool.-bot. Ges. Bd. XLVII. 1887. p. 794.

† Schwendener l. c. p. 84.

Ganz aus demselben Gesichtspunkte ist zu erklären, dass sich diese Diaphragmen als Aussteifungseinrichtung mit breiter Grundfläche an die röhrige Säule, also an die Xylemtheile anschliessen und zwar vorzüglich dort mit einer breiteren Sohle, wo sie eine durch grössere Last ausgeübte auseinander ziehende Kraft zu überwinden haben. Deshalb finden wir an den mehrblättrigen Knoten von Broussonetia das entwickelte Diaphragma (Fig. 5), Lonicera (Fig. 10), Forsythia (Fig. 9) ein an beiden Grundflächen gleichconcaves Diaphragma. Deshalb ist das Diaphragma bei Ficus (Fig. 3), Coronilla (Fig. 7) dicker an der Seite der Blätter, respective des Seitentriebes. Aber aus derselben Ursache hat sich das Diaphragma bei Vitis stärker entwickelt an den rankigen Knoten, als an den rankenlosen Knoten. Beachtenswerth ist noch in dieser Sache, dass sich das Diaphragma in den Knoten so placiert, dass es ein wenig über der Blattinsertion steht als Unterlage für den aus der Knospe sich entwickelnden grössern Sprosse (Fig. 3. 6).

Auf die Rolle der Diaphragmen als befestigende Aussteifungseinrichtung zeigt auch jener Umstand, dass die am stärksten entwickelten Diaphragmen in dem Mitteltheile der Triebe zu finden sind (Vitis, Ficus), dagegen in dem untersten Theile und in der Spitze die weniger entwickelten. Bekanntlich finden wir in dem mittleren Theile der Triebe die längsten Stengelglieder und so benöthigt hauptsächlich hier der Trieb die Befestigung, hingegen sind die Stengelglieder an dem untern Theile des Triebes kürzer und so auch ohne Aussteifungseinrichtung fester. Die an der Spitze des Triebes befindlichen Stengelglieder aber verkürzen sich nicht nur immer mehr, sondern es wird auch unter einem die Last geringer, die sie zu tragen haben.

Und dass die Diaphragmen wirklich die Festigkeit der Triebe, resp. ihre Fähigkeit zum Tragen von Lasten haben, kann ich auch mit Beispielen beweisen. Der junge Trieb von Ficus Carica steht steif und hält auch noch seine Spitze steif, denn sein Diaphragma bildet sich zeitig und verholzt sich zeitig. Dagegen krümmt sich an dem langen Triebe der Weinrebe die Spitze, das sog. Segel hakenartig. Wiesner eignet diese Krümmung dem positiven Heliotropismus und dem negativen Geotropismus der unteren

Stengelglieder des Triebes zu, in Verbindung mit dessen Schwäche, welche unfähig ist, das ziemlich schwere Segel zu tragen.*

Ursache davon ist aber auch noch die späte Entwickelung der Diaphragmen. Wie ich nämlich oben nachgewiesen habe, bildet sich in den Trieben von Vitis das Diaphragma an dem 4—5ten unter der Vegetationsspitze gelegenen Knoten in solcher Art, dass es zur grössern Festigkeit dienen könne und thatsächlich sind die obersten 2—3 Knoten diejenigen, welche nach abwärts gebogen sind. Dies ist jedoch nur an den langen Frühlings- und Sommer-Trieben so, denn im Herbst biegt sich die Spitze nicht so sehr herab, ja sie steht sogar ganz gerade — deshalb, weil im Herbst, da die Pflanze schon für die Aufspeicherung des Reserve-Nährstoffes entsprechend gesorgt hat, der vorbereitete Nahrungsstoff direkt zum Ausbau der jüngsten Diaphragmen verbraucht werden kann, und indem dies geschieht, erlangen auch die höchsten Knoten des Triebes die nöthige Festigkeit zum Geradhalten des Segels. Weniger oder überhaupt gar nicht herabgebogen ist die Spitze der kurzen, resp. der Achselsprosse, denn hier sind die Stengelglieder um vieles kürzer, als an den langen Trieben und die Diaphragmen bilden sich auch früher aus.

Bei den meisten Clematis-Arten entwickelt sich an den meisten das Diaphragma ziemlich zeitig und gut — deshalb steht das Ende ihrer Triebe gerade und steif, hingegen entwickelt sich das Diaphragma bei Clematis Vitalba spät und auch dann nicht genug fest, weshalb auch die Spitze des Triebes nicht steif, sondern mehr oder weniger schief steht, wie an den Kletterpflanzen. Aehnlich zu diesem ist das Verhalten bei Lonicera Caprifolium.

Für die mechanische Bedeutung des Diaphragma zeugt auch noch dieser Umstand, dass es sich an den langen Trieben stärker entwickelt als an den kurzen; was wir auch für ganz natürlich halten müssen, denn an den kurzen Trieben fallen ja wegen Kürze der Stengelglieder die Diaphragmen um vieles näher zu einander. Dass die kurzen Triebe eine solche mechanische Einrichtung

---

* Dr. J. Wiesner: Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche. II. Theil. Denkschriften d. kaiserl. Akad. der Wiss. Math.-Natur-wiss. Classe. Bd. 43. Wien 1882. p. 28.

auch entbehren können, ist daraus zu ersehen, dass sie in den Knoten der kurzen Triebe mancher sonst mit nodalem Diaphragma versehenen Pflanzen auch fehlt, z. B. bei der Lonicera alpina L.

In welcher Beziehung die Entwickelung und Bildung der Diaphragma zur Bildung und Anordnung der Elemente des Xylem und des Phloëm stehen, lasse ich jetzt ausser Acht, weil der Beweis, ob die Bildung und Entwickelung des Diaphragma mit der regressiven* oder mit der progressiven Entwickelung der Gewebe des Pflanzenstengels in Verbindung steht zur Zeit wegen Mangelhaftigkeit der Angaben noch nicht geliefert werden kann; aus eben denselben Gründen habe ich auch ausser Acht gelassen die nur mit dem Mikroskope bemerkbaren nodalen Diaphragmaspuren, wie auch die internodalen Diaphragmaspuren.

Alles Vorhergehende überblickend und zusammenfassend, können wir das Mark-Diaphragma der dicotylen Holzgewächse als eine solche Einrichtung bezeichnen, welche sich in erster Reihe aus dem Gesichtspunkte der Ernährung, in zweiter Reihe aber aus dem Gesichtspunkte der Festigkeit entwickelt. Und zwar in dieser Art, dass im jungen Alter des Triebes, also in den ersten 1—2 Jahren der Vegetation hauptsächlich seine mechanische Rolle Wichtigkeit erlangt, später nimmt diese mit dem Alter des Triebes ab und es wird immer wichtiger seine Speicher-Rolle, bis es dann in älteren Trieben nur allein in letzterer Hinsicht Wichtigkeit behält. Mit dieser doppelten Rolle steht auch im Zusammenhange die Gestaltung und Lebensdauer des Diaphragma. Auf die Eigenthümlichkeit seiner Gestalt habe ich schon mehrmals hingewiesen, nur noch bezüglich der Lebensdauer des Diaphragma muss ich bemerken, dass seine mittleren Zellen in solchen Fällen, wo das Diaphragma als mechanisches Mittel nicht mehr nöthig ist und als Speicher-Gewebe auch weniger in Anspruch genommen ist, in den älteren Trieben stellenweise absterben (Forsythia, Paulownia).

Diese doppelte physiologische Rolle bestimmt dann auch den

* Dr. F. Krasser: Zerklüftetes Xylem bei Clematis Vitalba. Verh. der zool.-bot. Ges. Bd. XXXVII, 1887. p. 794.

Ort für das Diaphragma. Als Organ für Speicherung und als mechanisches Organ gehört ihm mehr der Platz in dem Knoten, dagegen, wenn es nur mechanische Verrichtung hat, dann entspricht seine Placierung diesem Zwecke auch in der Länge der Stengelinternodien (Liriodendron).

Dass ein und dasselbe Gewebe zur Verrichtung von zweierlei physiologischen Aufgaben berufen ist, kann nicht im Geringsten überraschen, denn die bisherigen anatomisch-physiologischen Forschungen haben ja auf mehrere solche Gewebe hingewiesen, welche nicht eine, sondern zwei, ja mehr Arbeiten zu verrichten berufen sind.

3. Das Markdiaphragma als Schutzeinrichtung.

Das Diaphragma hat ausser den an ihm bis jetzt gewürdigten Erscheinungen auch noch in jener Hinsicht eine Bedeutung, dass es als Hinderniss gegen das Eindringen fremder Stoffe in das Mark, in jenem Falle dient, wenn es durch zufälligen Bruch oder zufolge des Zugrundegehens späterer Sprosstheile äusseren Einflüssen ausgesetzt ist.

Goebel hat nachgewiesen, dass das Diaphragma monocotyler Pflanzen für die Gase permeabel ist, aber dem Eindringen des Wassers widersteht. Dasselbe gilt auch von diesen Diaphragmen. Durch das Diaphragma von Vitis nämlich konnte es mir nicht gelingen, selbst mit zwei Atmosphärendruck Wasser durchzupressen, obgleich ich diesen Versuch wiederholt und durch längere Zeit fortgesetzt habe. Diese Bedeutung der Diaphragmen kommt vorzüglich in jenen Pflanzen zur Geltung, bei welchen dem unbegrenzten Wachsthum ihrer Triebe nur die ungünstige Witterung Schranken setzt. Bei diesen entwickelt sich nicht das interrameale Mark und nach dem Aussterben ihrer nicht ausgebildeten Triebe beschützen nur die nodalen Diaphragmen das Mark, indem sie das interrameale Diaphragma ersetzen (Vitis). Hierdurch ist auch das Eindringen des Wassers zwischen die bereits abgestorbenen Markzellen gehindert, und das mit Luft erfüllte Markzellen-Gerippe ist vor Fäulniss bewahrt.

Diese schützende Rolle wäre die dritte Bedeutung des Diaphragma.

4. Das Markdiaphragma als systematisches Merkmal.

Eine weitere wohl nicht auf das Leben der Pflanzen Bezug habende Bedeutung des Diaphragma ist diejenige, von welcher die Pflanzen-Systematik ihren Nutzen hat. Weil es in dem Stengel der aufgezählten 49 Arten, respective 13 Gattungen vorkommt, gehört es ohne Zweifel zu deren diagnostischen Merkmalen. Wenn wir mit grösserer Aufmerksamkeit und Genauigkeit das Diaphragma untersuchen, finden wir, dass sich das Diaphragma in seiner Gestalt und Dimension nach Gattungen, aber auch nach Arten verändert. Und so kann es nicht nur als generisches, sondern auch als specifisches Merkmal angewendet werden, wovon übrigens die beiliegenden Figuren Nr. 1—13 den nöthigen Beweis geben. Nach meinen bisherigen Untersuchungen ist das Diaphragma als generisches Merkmal beständiger und sicherer, denn als specifisches Merkmal. Einfach deshalb, weil bei den specifischen Merkmalen die Dimensionen von Wichtigkeit sind, diese sich aber — so scheint es — in Folge von Kreuzungen sehr schnell, ja sogar zufällig auch unter dem Einfluss der Cultur ebenso verändern, wie die äussern Merkmale. Zuerst hat MILLARDET* versucht das Diaphragma als Unterscheidungs-Merkmal zu benützen, nach ihm haben es auch DIPPEL** und KOEHNE*** benützt für die Arten der Gattung Vitis, die andern Gattungen betreffend haben bis jetzt systematische Werke ersten Ranges das Diaphragma ausser Acht gelassen, obwohl auch dieses im Verhältnisse zu den übrigen, insbesondern zu den äusseren Organen der Pflanzen eines der beständigsten und bestimmtesten Merkmale ist.

Aus dieser Ursache ist es wünschenswerth, dass dem Diaphragma der dicotylen Holzgewächse eine grössere Aufmerksamkeit zugewendet werde, als es bis jetzt geschah.

---

* La vigne americaine. Paris 1878. p. 222. — Études sur les vignes d'origine americaine 1876.

** Handbuch der Laubholzkunde. Bd. 2. Berlin 1892. p. 544.

*** Deutsche Dendrologie. Stuttgart 1893. p. 401.

